

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE TOURS

Discipline : Sciences de la Vie
Présentée et soutenue publiquement par : **ARNOLD FERTIN**
Le 22 juin 2007

ÉCOLOGIE PHYSIQUE DU PIÈGE DES FOURMILIONS : UNE CONSTRUCTION ANIMALE EN MILIEU GRANULAIRE

Directeur de thèse : **Professeur Jérôme Casas**

Membres du Jury

ANDREOTTI Bruno	Maître de Conférence	Université Denis Diderot, Paris
CASAS Jérôme	Professeur	Université François Rabelais, Tours
LAZZARI Claudio	Professeur	Université François Rabelais, Tours
ROBERT Daniel	Professeur	Université de Bristol, Bristol
THÉRY Marc	Chargé de Recherche	Muséum National d'Histoire Naturelle, Brunoy

L'utilisation d'outils en tant qu'aide à la nutrition a évolué indépendamment dans plusieurs groupes taxonomiques. Parmi ces outils, certaines constructions animales sont destinées à piéger les proies (*e.g.* les toiles d'araignées). Le fonctionnement physique de ces pièges reste largement inconnu à ce jour. Les pièges de type « toile » sont particulièrement difficiles à analyser car leurs architectures et leurs propriétés mécaniques sont complexes. Le fourmilion utilise du sable sec pour creuser un piège afin de capturer des fourmis. La proie est amenée jusqu'au prédateur sans effort de sa part dans les conditions optimales. Ce piège offre une architecture simple en forme de cratère, modèle idéal pour la compréhension physique du fonctionnement d'un piège. Une architecture optimale théorique est définie comme un cratère parfaitement conique, mais avec une pente inférieure à ce qu'autorise la physique du sable, afin d'éviter des avalanches inutiles. Un système de balayage et de modélisation tridimensionnelle a permis une reconstitution fine de l'architecture des pièges. Grâce à cet appareillage, il a été montré que le piège construit par le fourmilion était proche de l'optimalité, mais qu'une dégradation architecturale suscitait un comportement d'attaque et un coût de prédation : des jets de sable, pour déstabiliser les fourmis s'échappant du piège, et des morsures. Un stimulus artificiel modélisant les pas d'une fourmi sur le sable a abouti à l'élaboration d'un biotest. Il a prouvé que le fourmilion utilise l'information mécanique propagée dans le sable pour orienter morsures et jets de sable. L'exploitation des particularités physiques du milieu granulaire « sable » garantit ainsi l'efficacité de la prédation. Ces résultats sont discutés dans une perspective d'écologie évolutive.

Mots clefs : écologie physique ; construction animale ; prédation « sit-and-wait » ; piège ; matériau granulaire ; sable ; psammophilie ; fourmilion ; balayage tridimensionnel ; optimalité ; coût de prédation ; angle de cratère au repos ; propagation d'onde ; orientation ; mécanoréception ; *Euroleon nostras*.

PHYSICAL ECOLOGY OF THE ANTLION TRAP

The use of tools as an aid for feeding evolved independently in several taxonomic groups. Among these tools, some animal constructions are intended to trap the preys (*e.g.* spider webs). The physical working of these traps remains poorly known. Web traps are especially hard to study because their architecture and mechanical properties are intricate. An antlion uses dry sand to dig a trap to catch ants. In optimal conditions, the prey is naturally conveyed to the predator. This crater shaped trap presents a simple architecture, and is therefore ideal for understanding how traps physically work. An optimal theoretical architecture is defined as a perfectly conical crater, with a slope lower than the slope defined by the physics of sand aimed at avoiding useless avalanches. A system of three-dimensional scanning and modelling gave a fine capture of traps architecture. With this equipment, it was demonstrated that antlion traps are close to optimality. An altered trap architecture leads to an attack behaviour and a cost of predation: sand tossing to destabilize ants escaping from the trap, and bites. A biotest was created from an artificial stimulus modelling the ant footsteps on sand. This biotest has proved that antlions orientate bites and sand tossing using mechanical information propagated in sand. Thus, utilization of physical characteristics of the granular matter “sand” ensures predation efficiency. These results are discussed in an evolutionary ecology point of view.

Keywords: physical ecology; animal construction; sit-and-wait predation; trap; granular matter; sand; psammophily; antlion; three-dimensional scanning; optimality; cost of predation; crater angle of repose; wave propagation; orientation; mechanoreception; *Euroleon nostras*.

Remerciements

Je commence bien évidemment par remercier chaleureusement Jérôme Casas mon directeur de thèse, qui a mis en place la thématique. Merci donc pour ton soutien, ta confiance, ton encadrement et la formation scientifique reçue pendant ces années de thèse. Merci pour les diverses discussions scientifiques enrichissantes, les conditions de travail idéales et les nombreuses possibilités de participer à des congrès internationaux.

Je remercie sincèrement Daniel Robert et Marc Théry pour leur intérêt et pour avoir accepté d'être les rapporteurs de mon travail de thèse. Bien entendu, je remercie également Bruno Andreotti et Claudio Lazzari pour avoir accepté d'être les examinateurs de mon travail.

Je remercie de même toute l'équipe de recherche au sein de laquelle les échanges sont aisés, enrichissants et dans une ambiance excellente. Merci à Christelle et Dominique pour les enseignements que j'ai pu faire et pour lesquels vous m'avez fait confiance, ce qui m'a apporté une grande expérience. Un grand merci à Teresita qui m'a bien plus qu'aidé pour les inclusions en microscopie. Merci à Fabrice grâce à qui j'ai pu avoir des images en microscopie électronique à balayage. Merci à Jean-Philippe et à Thomas dont les discussions m'ont données des idées lorsque je mettais en place mes « set-up ». Tous mes sympathiques voisins de bureau sont aussi remerciés pour leur bonne humeur : Sylvain, Sébastien, Bruno, Fabienne, Aurélie, Sylvie, Jérémie et Wilfried.

Je souhaite remercier tous les membres de l'IRBI pour ces années passées en

vosre agréable compagnie. La dynamique de l'institut en fait un lieu de travail que j'ai apprécié. Merci à Claudio pour les nombreuses discussions édifiantes. Merci spécialement aux personnes qui ont relu nos papiers avant qu'ils soient soumis : Olivier Dangles, Michael Greenfield, Claudio Lazzari, Sylvain Pincebourde et Jérôme Sueur. Je remercie Christine, Dominique et Sonia qui m'ont aidée avec efficacité et gentillesse pour mes ordres de mission et autres formalités, dont je me préoccupait souvent à la dernière minute ! Je remercie toute la bande de jeun's du labo pour les bonnes petites soirées et autres pique-niques.

Un grand merci à tous les amis tourangeaux, spécialement Thomas et Élyse, et les « Knights of Nights » pour leurs bons concerts de heavy metal qui sentaient bon le Rock'n Roll, la bière et la sueur. Je remercie tous mes amis d'Angers, c'est toujours bien agréable de vous retrouver. Une mention spéciale à Bison qui m'a souvent aidé pour l'acquisition et le traitement de signaux. Je ne peux inclure la liste exhaustive des amis, car elle serait bien trop longue !

Un immense merci à toute ma famille, mes parents qui m'ont soutenu et mes sœurs, frères et beau-frère, pour leur intérêt pour mes travaux et études.

Sommaire

1	Introduction générale	1
2	A low cost 3D capturing system: an application for antlion pit architecture analysis	4
2.1	Introduction	4
2.2	Materials and Methods	5
2.2.1	Set-up, description and principle	5
2.2.2	Three-dimensional modelling of an object	7
2.2.3	Application to antlion trap	13
2.3	Results and conclusions	13
2.3.1	System precision	13
2.3.2	Antlion trap architecture	14
2.4	List of symbols and abbreviations	17
3	Efficiency of antlion trap	18
3.1	Introduction	18
3.2	Materials and Methods	21
3.2.1	Three-dimensional (3D) analysis	21
3.2.2	Behavioural experiments	22
3.2.3	Measurement of crater angle	24
3.2.4	Statistical analysis	25
3.3	Results	25

3.3.1	Trap architecture	25
3.3.2	Impact of trap geometry on predation cost	26
3.4	Discussion	30
3.5	List of symbols and abbreviations	31
4	Orientation towards prey in antlions: efficient use of wave propagation in sand	32
4.1	Introduction	32
4.2	Materials and Methods	34
4.2.1	Wave propagation through sand caused by a walking ant . .	34
4.2.2	Reproducing ant walk	34
4.2.3	Behavioural bioassays	36
4.2.4	Statistical analysis	39
4.3	Results	40
4.3.1	Estimation of biotest parameters	40
4.3.2	Behavioral response to biotests	41
4.4	Discussion	45
4.5	List of symbols and abbreviations	48
5	Discussion générale	49
5.1	Spécificités du microhabitat et piège en entonnoir	49
5.1.1	Introduction	49
5.1.2	Revue des données bibliographiques	50
5.1.3	Analyse des données bibliographiques	54
5.1.4	Discussion	56
5.2	Propriétés mécaniques du sable et capture des proies	60
5.2.1	Construction et architecture du piège	60
5.2.2	Sable et mécanisme de capture des proies	63
5.2.3	Méchanoréception en milieux granulaires	63

5.3	Évolution du piège en entonnoir	67
5.3.1	Analyse cladistique de la famille des Myrmeleontidae	67
5.3.2	Le piège : un cul-de-sac évolutif?	69
5.4	Conclusions	75
Bibliographie		78
A Implémentation de la reconstruction tridimensionnelle		93
B Implémentation de l'algorithme de détection de zones entrelacées		96
C Localisations géographiques des sites étudiés dans la partie 5.1		99

1 Introduction générale

Les constructions animales ont trois rôles principaux : pourvoir un abri protecteur, une structure permettant de collecter de la nourriture ou une structure permettant la communication intraspécifique (citées par ordre d'importance décroissante dans le règne animal) [51]. Les structures recueillant de l'alimentation correspondent en grande majorité à des architectures de type « toiles », qui filtrent des particules alimentaires ou piègent des proies. La prédation de type « sit-and-wait » réduit l'énergie dépensée par le prédateur dans la recherche et la poursuite de sa proie, et le piège accroît la probabilité de rencontre des proies ainsi que le temps pendant lequel la proie est retenue à portée du prédateur. En contrepartie, le piège demande un investissement temporel et énergétique. Les araignées représentent le groupe majeur construisant des toiles, avec 34 000 espèces dont environ 29% utilisent des pièges [35]. Ces toiles sont construites à partir de fils de soie composés de polypeptides polymérisés et stockés dans des glandes sous forme d'un liquide visqueux qui est par la suite filé au moment de la construction [24]. La composition et la conformation des protéines sont diverses et présentent ainsi des fils de soies aux propriétés mécaniques différentes selon la glande de production [25, 66, 42, 43]. Ces soies vont être assemblées et assurer différents rôles dans la toile : bâtir le cadre ou châssis de la toile, bâtir les fils structurels et rayonnants, édifier la spirale de capture souvent aux propriétés adhésives, et raccorder les points d'attache [127]. La toile va alors pouvoir remplir quatre fonctions [123, 90, 29, 68] :

1. Intercepter la proie par interposition de la toile sur le chemin de la proie

(interception).

2. Absorber l'énergie cinétique de la proie sans briser la toile (arrêt).
3. Adhérer ou enchevêtrer la proie pour la retenir jusqu'à ce que l'araignée arrive et attaque (rétention).
4. Propager les informations mécaniques pour détecter la présence d'une proie, voir discriminer la proie selon sa taille (perception).

Si les propriétés mécaniques de chaque type de soie sont bien connues séparément, les comportements mécaniques de la toile dans son ensemble restent malconnus. La complexité architecturale d'une toile et la variabilité mécanique des soies font que ce modèle est trop complexe pour appréhender les relations entre les propriétés physiques d'un piège et son fonctionnement intrinsèque. La propagation d'onde au sein d'un maillage constitué de fils de différents matériaux est un problème qui est *a priori* très complexe.

Certaines larves de fourmilions (Névroptères, Myrmeleontidae) pratiquent à l'instar des araignées une prédation de type « sit-and-wait » assistée d'un piège. À la différence des araignées qui sécrètent le matériau de construction, les fourmilions vont employer leur substrat, du sable sec, pour creuser un cratère afin de piéger de petits arthropodes, spécialement des fourmis. Ce piège en entonnoir est créé à partir d'un sillon circulaire que l'animal a creusé à reculons en jetant le sable avec ses mandibules, vers l'extérieur du cercle initial. Le comportement de construction se poursuit par la description d'un mouvement en hélico-spirale vers le fond du piège, le sable étant toujours jeté au moyen des mandibules [124, 131]. Le fourmilion se trouve donc à la fin de la construction au fond de son piège, où il attend qu'une proie soit interceptée et glisse le long de la pente. Ce piège fonctionne en faisant glisser la proie vers le fond et lorsque la proie arrive au niveau des mandibules, celles-ci sont rapidement refermées. Si la proie n'est pas mordue du premier coup et qu'elle tente de s'évader du piège, le fourmilion tente alors de la mordre et jette violemment du sable pour la déstabiliser [102]. La préda-

tion de type « sit-and-wait » pure est donc parfois étendue à une prédation plus active où le sable est utilisé comme arme de jet. La simplicité architecturale de ce piège et la possibilité de fixer expérimentalement le matériau de construction fait du fourmilion un modèle biologique idéal pour l'analyse et la compréhension des propriétés physiques d'un piège garantissant son efficacité. De plus les matériaux granulaires et les lois physiques régissant leurs comportements bénéficient de nombreuses recherches [28, 59].

Cependant, les connaissances sur la biophysique du piège des fourmilions sont quasi inexistantes. Tuculescu avait déjà fait la remarque en 1975 que « l'utilisation des facteurs physiques par la larve de fourmilion pourrait [...] réduire l'énergie requise pour la construction, et avoir pour effet un piège avec des qualités de piégeage maximales »[124]. Pourtant, l'unique travail portant sur la physique du piège en entonnoir est celui de Lucas en 1982. Il montre que les forces de frottements de Stoke, quand le sable est jeté pendant la construction, aboutissent à la sélection des grains les plus fins pour construire le piège [75]. Les objectifs de cette thèse sont donc de comprendre quels sont les facteurs physiques du sable qui sont exploités par le fourmilion, dans le fonctionnement intrinsèque du piège comme dans la détection des proies. Tout d'abord, une méthode de modélisation tridimensionnelle du piège est décrite. Celle-ci permet une analyse architecturale très précise et appropriée aux expériences réalisées subséquemment. Ensuite, l'efficacité du piège est explorée en termes de coût de prédation et de limites physiques du sable. Puis, l'hypothèse de la détection des proies par la perception d'ondes propagées dans le sable est testée. Enfin, l'ensemble des résultats est discuté dans un contexte évolutif.

2 A low cost 3D capturing system: an application for antlion pit architecture analysis

Technical report published as supplementary electronic file with:

A. Fertin and J. Casas. Efficiency of antlion trap. *Journal of Experimental Biology*, 209:3510–3515, 2006.

2.1 Introduction

Antlions are found in dry and sandy habitats and their larvae dig funnel-shaped pits to catch ants and other arthropods. The pits are dug starting from a circular groove, the antlion throwing sand with its mandibles. The antlion then gradually moves down spirally from the perimeter towards the centre, making the pit deeper and deeper [131, 124]. Pitfall was always regarded as a simple cone in previous studies with basic measures such height or diameter [79, 12]. These methods were sufficient for the authors, but a better way is needed to obtain an exact analysis of trap architecture in an optimality context. We propose here a simple but precise method with a cheap setup which give a three dimensional modelling of an object.

2.2 Materials and Methods

2.2.1 Set-up, description and principle

The principle involves projecting the shadow of a plane with a rectilinear edge on the surface and using the deformations of the shadow to estimate the three-dimensional points corresponding to this surface. The system has two parts (figure 2.1):

1. An apparatus with a light source (Orbitec P80818) fixed above the plane used to generate the shadow.
2. A camera (Euromex VC3031) placed above the apparatus.

The apparatus is moved on ballbearings along a fixed axis on a flat surface. Displacements are made millimetre-by-millimetre above the object to be scanned. The equipment is set up such that the axis along which the apparatus moves is parallel to the X_{px} axis of the image. The edge of the plane therefore moves parallel to the Y_{px} axis of the image, making it possible to simplify implementation (figure 2.2). The images comprising the scan are coded on a grey-scale level from 0 (white) to 255 (black) (figure 2.2A). The camera captures the deformations of the shadow, which are then digitised using a graphics card (ADSTech DVDXpress) for computer processing. A point on the edge of the plane P is projected on a point S on the shadow on the surface of the object (figure 2.1). The camera and the graphics card produce a digital image of the scene on which we find the points S_{px} and P_{px} (figure 2.2A). The method used involves estimating the three-dimensional co-ordinates of S (the shadow) by reversing the process of image formation from the real scene to the digital image.

2.2.2 Three-dimensional modelling of an object

Data extraction from images

The scan of an object comprises a series of images that record successive deformations of the shadow on the object. Each image is transformed into a binary image using the ImageJ program, with a threshold value giving a coded black (255) and white (0) image [2] (figure 2.2B). The co-ordinates of the points forming the edge of the shadow and the edge of the plane were extracted from each image, using an algorithm developed in ImageJ¹. Each point on the edge of the projected shadow $S_{px}(X_{s_{px}}, Y_{s_{px}})$ is associated with a point on the edge of the plane $P_{px}(X_{p_{px}}, Y_{p_{px}})$ (figure 2.2). It should be noted that for the set-up used $Y_{s_{px}} = Y_{p_{px}}$. Processing

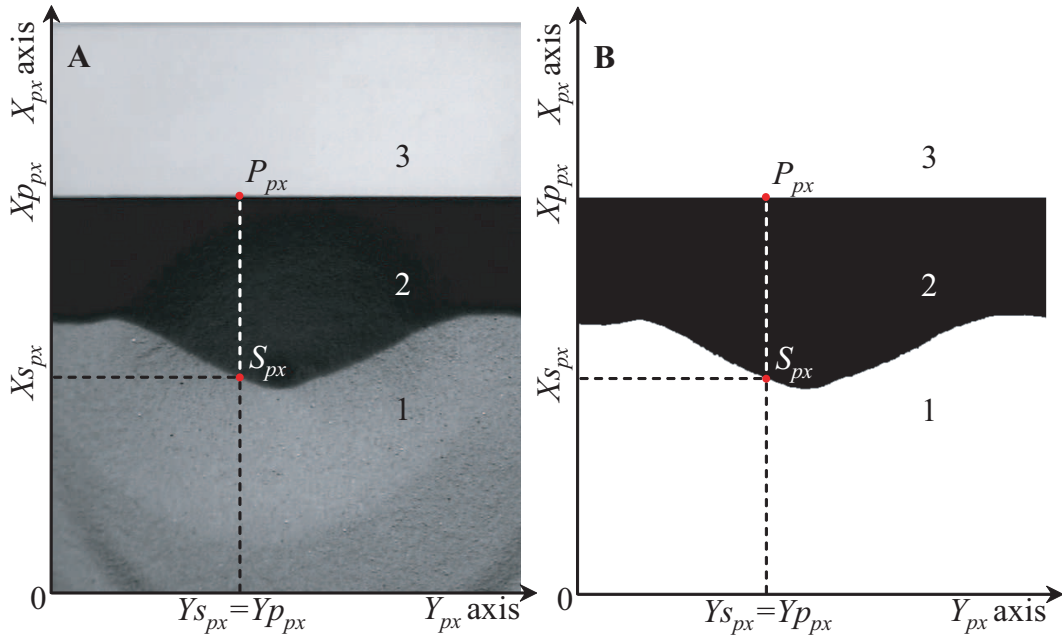


Figure 2.2: (A) Image extracted from the video obtained with the camera. (B) The same image after binary transformation. 1: Scanned surface, here an antlion trap; 2: Shadow; 3: Projected plane. The algorithm developed in ImageJ processes the pairs of pixel co-ordinates (S_{px}, P_{px}) .

¹ImageJ software is available at: <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.

of the entire image gave a series of paired points (S_{px}, P_{px}) .

Transformation of pixel data into metric data

The model of camera used was of the pinhole type [55]. This type of camera model defines a normalised image plane, corresponding to a focal plane with a focal distance fixed at 1 (figures 2.1 and 2.3). A point in space within the field of the camera is projected onto the plane on which the image is formed, and the CCD sensor encodes the image in pixels. The transformation therefore involves finding

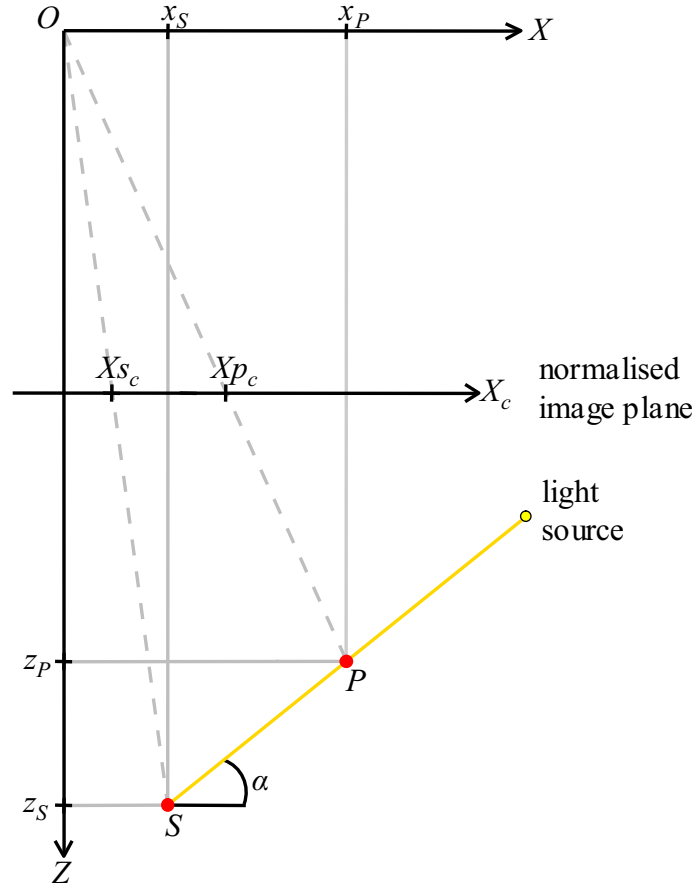


Figure 2.3: Diagram explaining the calculation of $S(x_S, y_S, z_S)$ in the plane (X, Z) of the camera's reference frame, as $y_s = y_p$. O is the optical centre of the camera and Z is the optical axis.

the metric co-ordinates of the points (S_c, P_c) on the normalised image plane based on the pixel co-ordinates of the points (S_{px}, P_{px}) . The transformation of a point on the digital image into a point on the image in the normalised plane requires the use of the intrinsic parameters of the camera. These parameters were estimated by calibration of the camera with the Camera Calibration Toolbox for Matlab[®]². The transformation of a given point (X_{px}, Y_{px}) from the pixel image into a point (X_n, Y_n) on the normalised plane image is given by the following linear relationship:

$$\begin{bmatrix} X_{px} \\ Y_{px} \\ 1 \end{bmatrix} = K \begin{bmatrix} X_n \\ Y_n \\ 1 \end{bmatrix} \text{ with } K = \begin{bmatrix} f_x & \beta f_x & X_{o_{px}} \\ 0 & f_y & Y_{o_{px}} \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (2.1)$$

The matrix K is referred to as the camera matrix. It includes all the parameters intrinsic to the pinhole model camera. The point $(X_{o_{px}}, Y_{o_{px}})$ is the principal point in the pixel image, f_x and f_y correspond to focal distances, expressed in pixels, corresponding to the axes X_{px} and Y_{px} , respectively. β is the skew coefficient defining the angle between the axes X_{px} and Y_{px} . The co-ordinates, in pixels, of the points extracted from the image were converted into metric co-ordinates on the normalised image plane with equation 2.1.

The model of camera also defines the distortion parameters that can be used to rectify the distortion caused by the objective lens. A second transformation is used to correct the points on the normalised image field. There are no analytical solutions for the correction of lenses based on distortion coefficients. We therefore used a recursive method [96, 54]. On the normalised image plane, the corrected co-ordinates (X_c, Y_c) are approximated based on the distorted co-ordinates (X_n, Y_n) as follows:

$$\begin{bmatrix} X_c \\ Y_c \end{bmatrix} = \frac{1}{1 + k_1 r + k_2 r^2 + k_3 r^3} \begin{bmatrix} X_n - (2p_1 X_n Y_n + p_2 (r + 2X_n^2)) \\ Y_n - (2p_1 X_n Y_n + p_2 (r + 2Y_n^2)) \end{bmatrix} \quad (2.2)$$

with $r = X_n^2 + Y_n^2$

²Toolbox is available at: http://www.vision.caltech.edu/bouguetj/calib_doc.

where k_1 , k_2 and k_3 are the coefficients of radial distortion and p_1 and p_2 are the coefficients of tangential distortion. This calculation is repeated twenty times, with (X_n, Y_n) replaced by the (X_c, Y_c) values from the previous iteration in each case. These two transformations were carried out in succession: conversion of the pixel co-ordinates into co-ordinates on the normalised image plane followed by correction for lens distortion.

Surface reconstruction

The corrected points on the normalised image plane $S_c(X_{s_c}, Y_{s_c})$ and $P_c(X_{p_c}, Y_{p_c})$ were calculated from the image points $S_{px}(X_{s_{px}}, Y_{p_{px}})$ and $S_{py}(X_{s_{py}}, Y_{p_{py}})$. The points $S_c(X_{s_c}, Y_{s_c})$ and $P_c(X_{p_c}, Y_{p_c})$ are the projections of the spatial points $S(x_S, y_S, z_S)$ and $P(x_P, y_P, z_P)$ in the camera's reference frame $O(X, Y, Z)$:

$$\begin{bmatrix} z_S X_{s_c} \\ z_S Y_{s_c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_S \\ y_S \end{bmatrix} \quad (2.3)$$

and

$$\begin{bmatrix} z_P X_{p_c} \\ z_P Y_{p_c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} x_P \\ y_P \end{bmatrix} \quad (2.4)$$

The aim was to define analytically the point on the edge of the shadow $S(x_S, y_S, z_S)$ in the camera's reference frame as a function of the co-ordinates of the points $S_c(X_{s_c}, Y_{s_c})$ and $P_c(X_{p_c}, Y_{p_c})$, the angle of incidence α of the light source with the axis X of the camera's reference, and the equation of the plane in space. The equation of the plane projected in the camera's reference frame is defined as follows:

$$z_p = ax_p + by_p + c \quad (2.5)$$

Expressing z_p as a function of $P_c(X_{p_c}, Y_{p_c})$ based on equations 2.3, 2.4 and 2.5:

$$z_p = \frac{c}{1 - aX_{p_c} - bY_{p_c}} \quad (2.6)$$

The projection of the point P on the point S by the light source gives (figure 2.1B):

$$\tan \alpha = \frac{z_S - z_P}{x_P - x_S} \quad (2.7)$$

The equations 2.3, 2.4, 2.6 and 2.7 can be used to define the three-dimensional co-ordinates of the point S in the camera's reference frame as a function of the points S_c and P_c and the parameters of the apparatus (α, a, b, c) :

$$z_S = \frac{c(1 + Xp_c \tan \alpha)}{(1 - aXp_c - bYp_c)(1 + Xs_c \tan \alpha)} \quad (2.8)$$

$$x_S = z_S X s_c \quad (2.9)$$

$$y_S = z_S Y s_c \quad (2.10)$$

The pairs of points (S_{px}, P_{px}) extracted from the series of images were treated according to the process described above, to obtain a collection of three-dimensional points located on the surface of the scanned object. Akima's linear interpolation was used to reconstruct this surface using a grid with 0.5 mm squares [4]. The three-dimensional modelling was performed in the R environment^{3,4} [105].

Device calibration

The apparatus was calibrated and its parameters (α, a, b, c) estimated using a rod connecting two points A and B separated by a d_{ref} of 21.182 mm. The rod was placed in N different positions in the field of the camera ($N = 60$). At each position i the shadow of the plan was projected successively on the two points A and B of the rod. For position i , the co-ordinates in the camera's reference frame $A_i(x_{Ai}, y_{Ai}, z_{Ai})$ and $B_i(x_{Bi}, y_{Bi}, z_{Bi})$ were calculated as described above. The distance d_i between A_i and B_i is calculated as follows:

$$d_i = \sqrt{(x_{Ai} - x_{Bi})^2 + (y_{Ai} - y_{Bi})^2 + (z_{Ai} - z_{Bi})^2} \quad (2.11)$$

³Available at: <http://www.R-project.org>.

⁴Source code: see appendix A.

This distance d_i is a function of the parameters (α, a, b, c) and equals d_{ref} if and only if $(\alpha, a, b, c)_{estimated} = (\alpha, a, b, c)_{real}$. The method for estimating was based on least squares minimisation:

$$RSS(\alpha, a, b, c) = \sum_{i=1}^{i=N} (d_{ref} - d_i)^2 \quad (2.12)$$

This estimation was carried out in the R environment, using a quasi-Newtonian method [19, 105].

All these calculations of the section 2.2.2 lead to the generation of a 3D model of the object, as shown in figure 2.4.

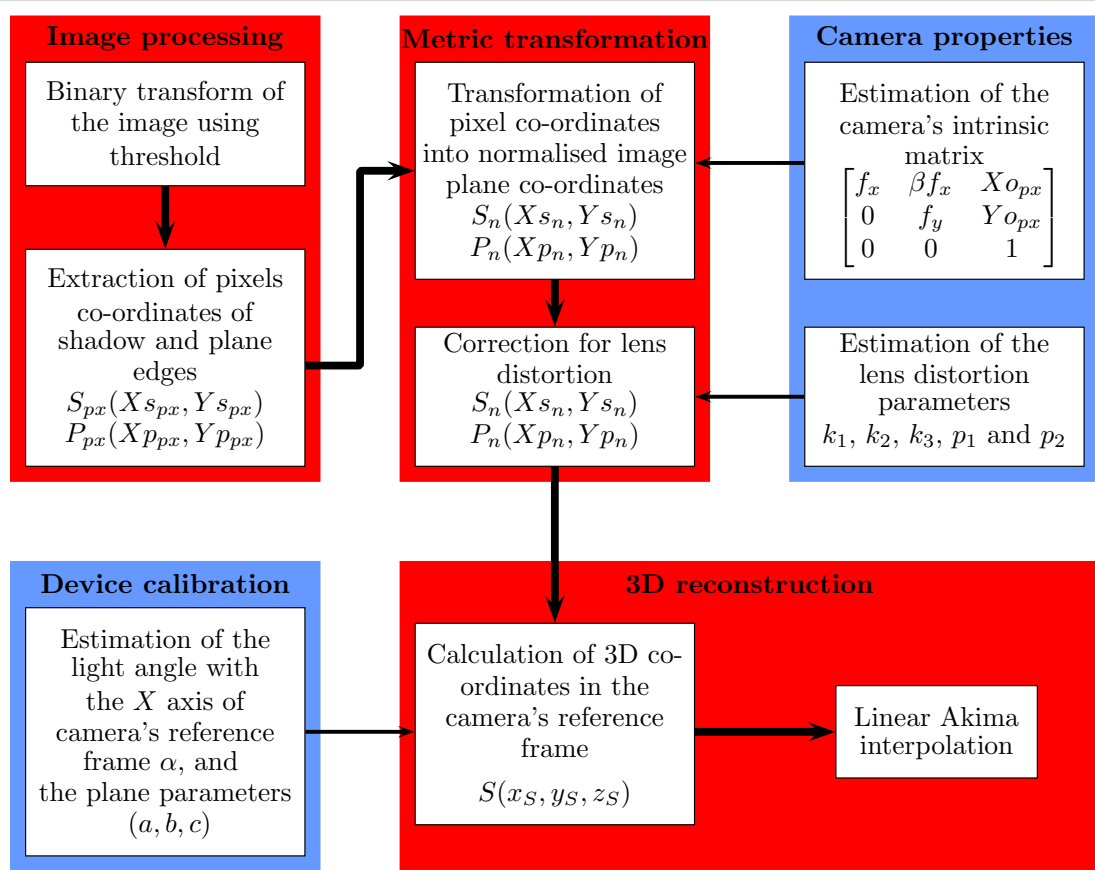


Figure 2.4: Diagram of the various steps in the three-dimensional modelling of an object. The thick arrows show the steps to be followed when reconstructing an object.

2.2.3 Application to antlion trap

Traps of *Euroleon nostras* Fourcroy (Neuroptera: Myrmeleontidae) larvae were scanned. Animals were collected in Tours (47°21'16.36" N, 0°42'16.08"E, France). They were fed each day with ants and *Drosophila*. Twenty-four antlion larvae were placed in plastic boxes (11 × 11 × 6 cm) filled with Fontainebleau sand to a depth of 5 cm the day before the experiment to allow them to dig their traps during the night. The 3D coordinates of the head of the antlion (corresponding to the median point between the eyes) were calculated in order to measure the distance separating the head from the centre (called off-centring).

2.3 Results and conclusions

2.3.1 System precision

Table 2.1 shows estimates of the parameters of the apparatus and their precision. The director coefficients a and b are very close to zero, because, in the set-up used, the camera is positioned with respect to both the horizontal and the projected plane. The precision of the apparatus was estimated using the same rod used for calibration. This rod was placed in 60 positions different from those used for

Parameters	Estimates	Standard deviation
α	0.9580	0.0126
a	0.0186	0.0165
b	0.0071	0.0150
c	484.6556	3.7518

Table 2.1: Estimates of the parameters of the apparatus. Standard errors were estimated by inverting the Hessian matrix obtained when $RSS(\alpha, a, b, c)$ was minimised.

calibration and, for each position i , the distance d_i between the points A and B was calculated. The difference between d_i and d_{ref} depended on the exact repositioning of the points A and B in space. At each position, we calculated the absolute error: $\epsilon_i^a = |d_{ref} - d_i|$ and the relative error: $\epsilon_i^r = \frac{|d_{ref} - d_i|}{d_{ref}} \times 100$. The absolute error was 98.0737 ± 18.5969 microns (mean \pm 95% confidence interval), corresponding to a maximum error of 117 microns in the calculation of the distance between the two points. The relative error was low: $0.4630 \pm 0.0878\%$ (mean \pm 95% confidence interval), or a maximum of 0.55%. In the context of this study, the precision of the instrument corresponds to less than the diameter of a grain of sand.

This technique is competitive with respect to other available techniques. Profilometric lasers are much more expensive. The simplicity of the calculations with our method makes it possible to generate a three-dimensional model with a large number of points. Photogrammetry, which requires correlation between the images of at least two cameras, may become particularly cumbersome if a large number of points are required.

The principal limitation of our technique concerns the texture of the object used. As image analysis is based on the detection of a shadow, a texture giving an image with too many shadow pixels could result in too many erroneous points. However, this could readily be corrected by dusting the object with white powder or using a more powerful white light. Image processing with contour detection algorithms could also be used to overcome these problems of “dark” textures. It should be noted that lasers also face similar problems when confronted with dark or shiny surfaces.

2.3.2 Antlion trap architecture

This apparatus provides high-level precision at low cost (about \$40) and made it possible to analyse in detail the geometry of antlion traps. Range of off-centring stretches from 0.4 mm to 8.4mm, pointing out that some antlions had moved of the

centre after they had constructed their traps (figure 2.5). Off-centring distribution shows that 38% of antlions have had a displacement greater than 2 mm. These off-centring seems to affect the trap conicity (figure 2.6). Post-building movements could trigger avalanches in the trap, involving a cone worsening. Therefore, this precise instrumentation revealed us that antlion pits can present irregularities and cannot be identified using the previously published coarse technology.

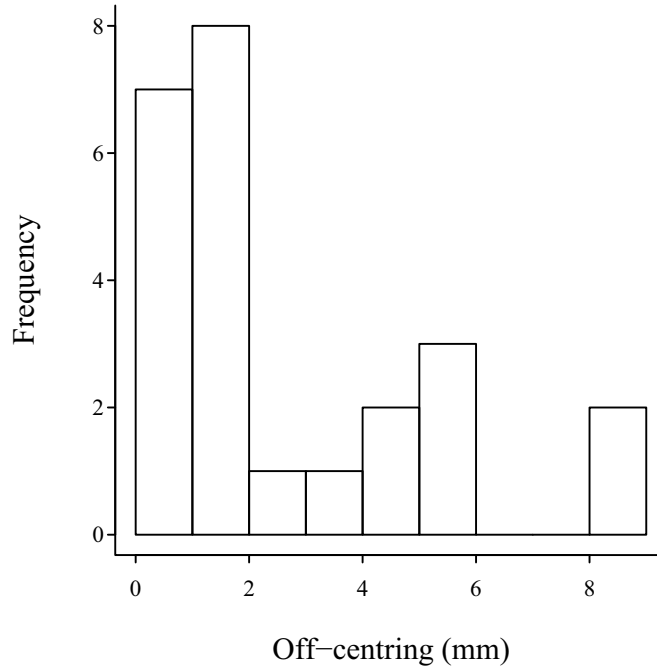


Figure 2.5: Distribution of off-centring, *i.e.* the distance between the trap bottom and the antlion head

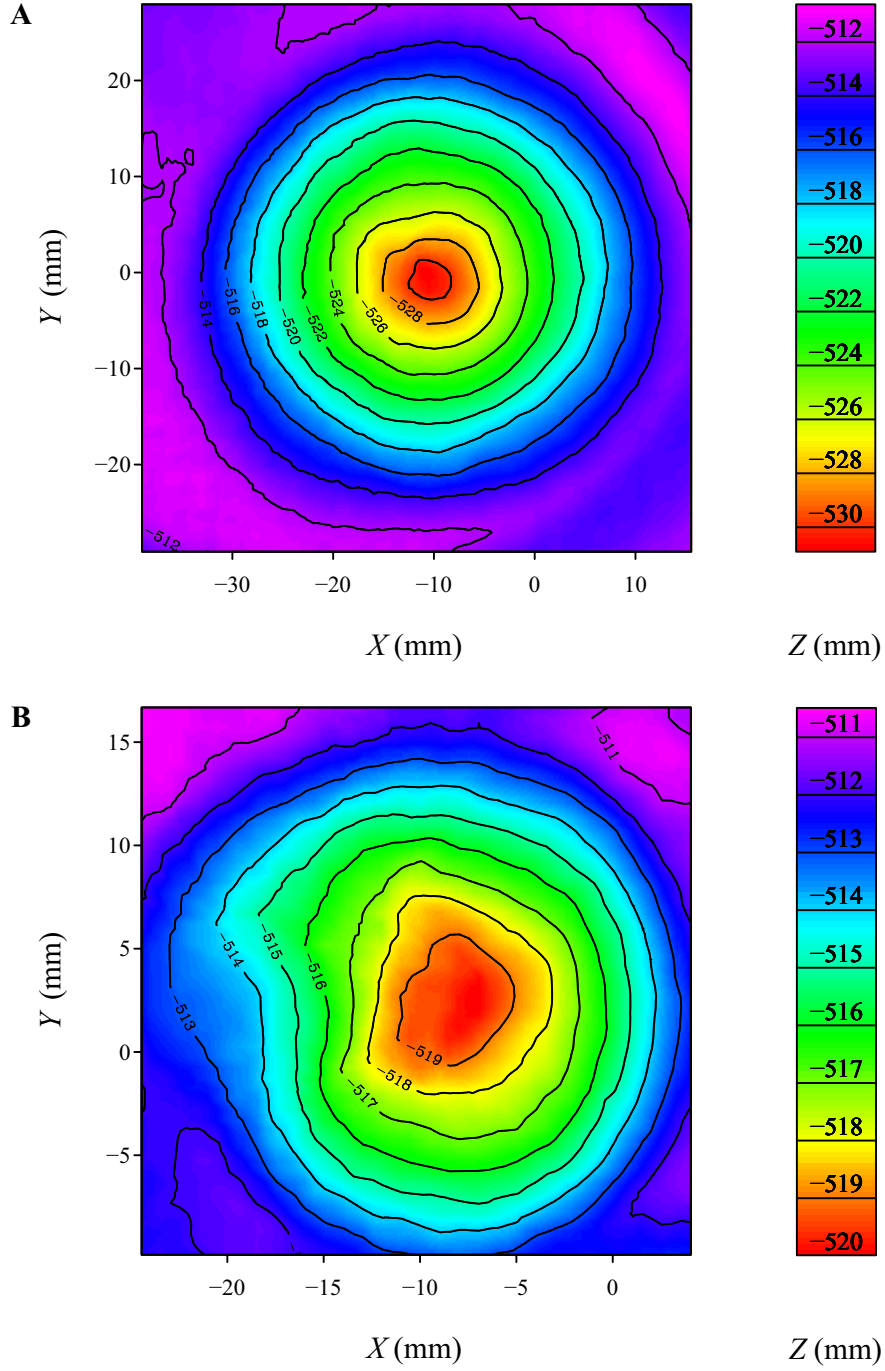


Figure 2.6: Examples of two antlion trap topographies. (A) Trap with the lower off-centring. (B) Trap with the higher off-centring.

2.4 List of symbols and abbreviations

$O(X, Y, Z)$	camera's reference frame
$P(x_p, y_p, z_p)$	any point on the edge of the plane
$S(x_s, y_s, z_s)$	any point on the edge of the shadow
X_{px} and Y_{px}	axes of the pixel image
$P_{px}(Xp_{px}, Yp_{px})$	pixel co-ordinates of P
$S_{px}(Xs_{px}, Ys_{px})$	pixel co-ordinates of S
X_c and Y_c	axes of the normalised image plane
X_n and Y_n	any point on the normalised image plane
$P_c(Xp_c, Yp_c)$	projection of P on the normalised image plane
$X_c(Xx_c, Yx_c)$	projection of S on the normalised image plane
(Xo_{px}, Yo_{px})	principal point in the pixel image
f_x and f_y	focal distances expressed in pixels
β	skew coefficient
k_1, k_2 and k_3	coefficients of radial distortion
p_1 and p_2	coefficients of tangential distortion
a, b and c	coefficients of projected plane equation
α	angle of incidence of the light source
d_{ref}	reference distance for device calibration and precision
$A_i(x_{Ai}, y_{Ai}, z_{Ai})$	point A_i of the rod at the position i
$B_i(x_{Bi}, y_{Bi}, z_{Bi})$	point B_i of the rod at the position i
d_i	estimated distance between A_i and B_i
$RSS(\alpha, a, b, c)$	residual sum of squares for the set of (α, a, b, c) parameters
ϵ_i^a	absolute error
ϵ_i^r	relative error

3 Efficiency of antlion trap

A. Fertin and J. Casas. Efficiency of antlion trap. *Journal of Experimental Biology*, 209:3510–3515, 2006.

3.1 Introduction

The use of traps for predation has evolved independently in several groups of animals (*e.g.* spiders, wormlion larvae, trichopteran larvae) [5]. This strategy reduces the amount of energy expended in hunting and chasing prey, but the construction of the trap is itself energy- and timeconsuming. Spiders are the main group of trap-building animals, with over 10 000 species [35]. Despite considerable variation of web architecture, and the stunning beauty of some webs, very few studies have investigated the costs and benefits of web architecture [104, 22, 23, 58]. The most recent comprehensive study, based on the large energy budget of the *Zygiella x-notata* Clerk spider, showed that a small increase in web size translates into a large increase in prey biomass, due to an increase in the likelihood of catching large and heavy prey [126]. Thus, spiders clearly adapt their traps as a function of costs and benefits. The geometric complexity of spider webs, differences in material and structural properties and the re-ingestion of webs by many spiders make it difficult to study the optimality of construction of these structures. The geometric simplicity of the antlion (Myrmeleontidae) trap makes this model more accessible than spiders' webs for studies of the relationship between predation and

the structure of the trap — the object of this study.

Several antlion species live in sandy habitats and their larvae dig funnel-shaped pits to catch small arthropods, primarily ants. The pits are dug starting from a circular groove, the antlion throwing sand with its mandibles. Afterwards, the antlion gradually moves down in a spiral from the circumference towards the centre, making the pit deeper and deeper [124, 131]. At the end of construction, the antlion is generally located at the trap centre. It may move away from the centre over time (cf. previous chapter). The antlion trap functions by conveying the prey towards the base of the trap [75]. When the prey arrives at the bottom of the pit, the antlion rapidly closes its mandibles. If the prey is not bitten at the first attempt and tries to climb up the walls of the trap, the antlion violently throws sand over it to destabilise it and attempts to bite it [102].

The costs inherent in trap-based predation can be minimised by choices concerning [51]:

1. The location of the trap.
2. The “giving up time”, defined as the time for which the predator is prepared to wait before changing location.
3. The structure of the trap.

The location of the trap is determined on the basis of a number of criteria, including prey density [48, 110], soil granule size distribution [75], the density of other animals of the same genus [93] and disturbance [44]. In some species, the giving up time is determined as a function of the frequency of prey captured [56, 92]. Antlions are also able to adapt the design of their trap (*e.g.* the diameter/height ratio) in response to variations in prey availability [74]. The direct impact of the geometric design of the trap on the efficacy of predation at a given constant prey density remains unknown. This animal-built structure is constrained by the physical properties of the soil, in particular the crater angle, which is a physical constant

of the sand that defines the steepest possible slope not leading to an avalanche [15]. This angle should be distinguished from the talus angle, which is valid for a heap of sand. The crater angle is greater than the talus angle because it involves arch and buttress phenomena [28].

Attack behaviour (*i.e.* behaviour such as sand throwing and bite attempts) when the prey attempts to escape involves an energy cost for the antlion with respect to the situation in which the prey is conveyed immediately to the base of the trap and immobilised with the first bite. Cost of predation is minimal when there is no attack behaviour. Trap slope modifies prey movements: the weaker is the slope, the easier the locomotion is [12]. We can thus expect a decrease of predation cost with trap angle (figure 3.1). The aims of this study were to define

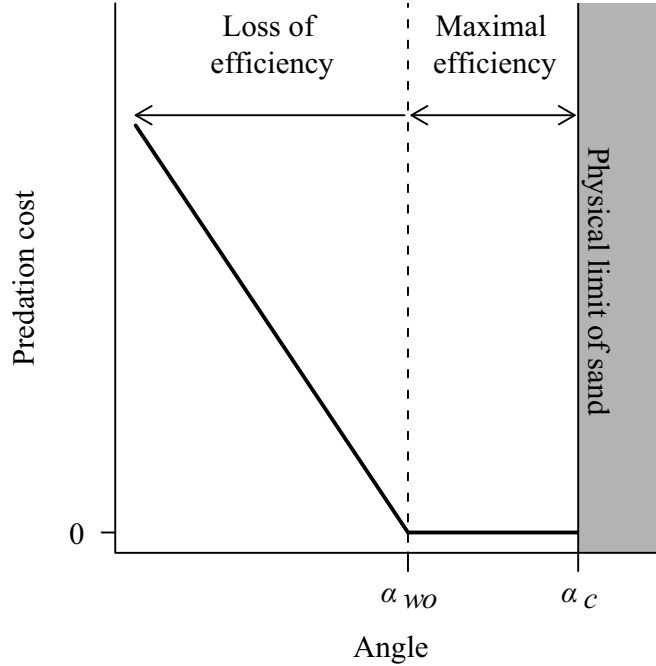


Figure 3.1: Hypothetical relationship between predation cost and trap angle. The shaded part of the graph corresponds to angles greater than crater angle of repose (α_c), which cannot be achieved because of the physical properties of sand. α_{wo} is the theoretical angle without off-centring.

the efficiency of trap geometry in terms of attack behaviour.

3.2 Materials and Methods

3.2.1 Three-dimensional (3D) analysis

We calculated the three-dimensional (3D) surface of the trap by measuring all three dimensions with the scanner system developed previously and inspired by the work of Bouguet and Perona [13]. This system functions by projecting the shadow of a plane on the surface of the trap (figure 3.2A). A camera (Euromex VC3031) records the deformation of the shadow. The data were extracted as pixel co-ordinates in ImageJ [2] and were then processed digitally in the R environment. The surface of the trap was reconstructed by linear interpolation of the scattered points on a grid (with each square on the grid being 0.5 mm×0.5 mm) [4] (figure 3.2B). Various geometric parameters were calculated from this surface (figure 3.2C). The centre of the trap was identified as the lowest point of the surface, corresponding to the point at which all objects falling into the trap should arrive. The height of the trap is the difference in height between the centre and the mean height of the points on the rim of the trap. The data were subjected to least mean square adjustment on the conical surface given by the equation:

$$(x - O_x)^2 + (y - O_y)^2 - (z - O_z)^2 \tan^2 \left(\frac{\pi}{2} - \alpha \right) = 0 \quad (3.1)$$

The parameter α is the mean angle with respect to the horizontal of the walls of the trap. The estimated points (O_x, O_y, O_z) correspond to the summit of the inversed conical surface. The diameter was determined from the adjusted surface, at the mean height of the points of the rim of the trap. The goodness-of-fit of the data was assessed by determining the root mean square error ($RMSE$):

$$RMSE = \frac{\sqrt{RSS}}{n} \quad (3.2)$$

where RSS is the squared sum of the residuals and n is the number of points on the surface of the trap. $RMSE$ gives a mean difference in mm of the deviation from the adjusted conical model. As an example, a $RMSE$ of 0.4 mm corresponds to a mean lack of conicity by about two grains of sand. The 3D coordinates of the head of the antlion (corresponding to the median point between the eyes) were calculated from the pixel co-ordinates on the image and by projection on the surface. The distance separating the head from the centre is referred to as off-centring (figure 3.2C).

3.2.2 Behavioural experiments

Stage 2 and 3 larvae of *Euroleon nostra* Fourcroy (Neuroptera, Myrmeleontidae) were collected at Tours (47°21'16.36"N, 0°42'16.08"E, France) and raised in the laboratory for six months with constant nutrition provided. Larval stage was determined by measuring the width of the cephalic capsule [36]. *Lasius fuliginosus* Latreille (Hymenoptera, Formicidae) workers were used as prey in observations of predation behaviour, as carcasses of this species were frequently observed around traps in the field. The antlions were provided with sand of known particle size distribution (Fontainebleau sand SDS190027, particles of 0.1 to 0.3 mm in size). The antlions were placed in square Perspex boxes ($11 \times 11 \times 6$ cm) 16 h before the experiment. The traps constructed were thus studied the first time they were used. The boxes containing the animals were placed on a base mounted on ball bearings so that they could be correctly positioned for filming without disturbance. All experiments were carried out at the same time of day (between 10.00 and 10.30 hours), in conditions of controlled temperature (24.4 ± 1.7 °C; mean \pm standard deviation) and humidity ($43.7 \pm 6.3\%$; mean \pm standard deviation). We scanned the pits dug by the antlions before introducing an ant into the box, close to the trap. Predation sequences were filmed in their entirety with the same camera used to record the scan. These sequences were then analysed frame-by-frame

(25 frames \cdot s $^{-1}$). The recording of the sequence continued until the death of the prey. Capture time was measured by counting the number of frames between the moment at which the prey arrived at the bottom of the trap and the moment at which the fatal bite was delivered. This final bite was followed by a specific

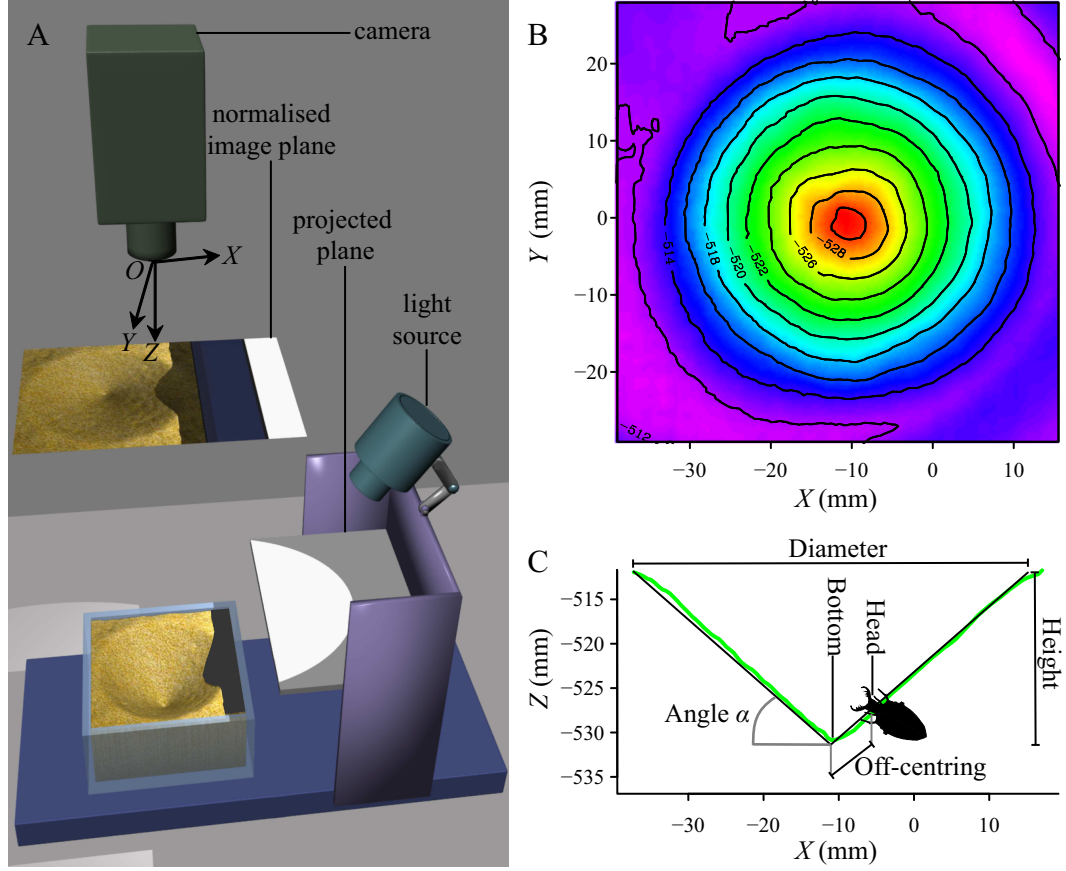


Figure 3.2: Reconstruction and 3D measurements of an antlion trap. (A) Diagram of the set-up. The light source projects a shadow of the edge of the plane on the scene. The edge of the plane and the shadow are projected onto the normalised image plane of the camera, and the resulting image is used to reconstruct the threedimensional scene in the camera's reference frame $O(X, Y, Z)$. (B) Reconstruction of the trap surface. (C) Geometric variables measured on the surface of the trap (green line) and on the conical surface (black line). The figured offcentred position is exaggerated for the purpose of illustration.

pattern of behaviour, in which the ant was shaken and then buried in the sand. The cost of prey capture was quantified by counting the number of attempts to bite the prey or to throw sand over the prey for each predation sequence. Each attack behaviour entails a cost in terms of time and energy. To summarize, an experiment followed this sequence: we first put an antlion in a box of sand with known granular properties, it was allowed to dig a trap and 3D modelling of the trap was undertaken; we then put an ant in the box and analysed the attack behaviour and trap geometry.

3.2.3 Measurement of crater angle

The measurement and definition of the drained angle of repose can be achieved by three types of analysis, each of which provides a slightly different angle: conical heap, twodimensional slope and crater angle [15]. By analogy with the funnel-shaped trap of the antlion, we chose to measure crater angle. This angle was measured on 30 artificial cones obtained by filling a circular box (8 cm in diameter, 2 cm high), in which a 1.19 mm hole had been made in the base, with the same sand as was used in the experiments described above. A crater is formed when the sand escapes via the hole. The angle of the slope of this crater is the crater angle. These cones were scanned and their surfaces were reconstructed and adjusted, based on conical area, as described above. Thus, for each artificial cone, we obtained a measurement of crater angle and a measurement of deviation from the model cone. The mean angle obtained, α_c , corresponds to the value of the drained angle of repose by a crater. The mean $RMSE$ value obtained, $RMSE_c$, corresponds to the smallest deviation from the model cone, taking into account the precision of the apparatus and the size of the grains forming the surface. The values of crater angle and $RMSE$ measured on the traps dug by the antlions were compared with α_c and $RMSE_c$ as follows:

$$\Delta_{\text{angle}} = \alpha_c - \alpha \text{ and } \Delta_{RMSE} = RMSE - RMSE_c \quad (3.3)$$

3.2.4 Statistical analysis

We assessed the correlations between various geometric, behavioural and predation variables, by calculating Pearson's correlation coefficients and carrying out Student's t -tests. We used linear models for the correlation between certain variables for which the significance of the correlation was tested by means of F -tests. The narrow range of angles measured allows us to apply a linear model without transformation [10]. The significance of differences of variables between larval stage 2 and 3 was tested by means of Wilcoxon tests. The significance of the parameters generated by these models was assessed by means of Student's t -tests. All means and estimates are given with their 95% confidence interval (mean \pm 95% confidence interval).

3.3 Results

3.3.1 Trap architecture

The values of $RMSE$ are weak, from 0.18 mm to 0.71 mm, indicating that traps are never far from a perfect conical model. Out of 24 antlions, seven had an off-centring of less than 1 mm, and 15 had an off-centring less than 2 mm. Thus, off-centring is generally minimal, of the order of the size of its head. Diameter, height, angle, $RMSE$ and off-centring measured on stage 2 larvae were not distinct from those measured on stage 3 larvae (respectively: $W = 40$, $P = 0.720$; $W = 54$, $P = 0.3311$; $W = 84$, $P = 0.494$; $W = 43$, $P = 0.1056$; $W = 42$, $P = 0.0933$; $N = 24$). Angle was negatively correlated with $RMSE$ ($r = -0.7248$, $t = -4.9350$, $P < 0.001$, $N = 24$). Angle was also negatively correlated with off-centring ($r = -0.6481$, $t = -3.9917$, $P < 0.001$, $N = 24$). $RMSE$ was positively correlated with off-centring ($r = 0.7833$, $t = 5.9112$, $P < 0.001$, $N = 24$). Thus, the two geometric parameters, trap angle and $RMSE$, vary similarly with off-centring. As off-centring was observed in all cases, we also investigated the values of trap angle

and $RMSE$ in the absence of off-centring (α_{wo} and $RMSE_{wo}$). A linear model accounting for changes in Δ_{angle} as a function of off-centring ($R^2 = 0.42, F = 15.93, P < 0.001, N = 24$) predicted that, in the absence of off-centring, Δ_{angle} would be significantly different from zero (intercept: $\Delta_{\text{angle}} = 4.5279 \pm 1.2674^\circ, t = 7.409, P < 0.001$) (figure 3.3A). The theoretical angle α_{wo} ($37.0594 \pm 1.2674^\circ$) is therefore significantly smaller than the crater angle α_c ($41.6085 \pm 0.2366^\circ; N = 30$). The study of the distribution of angles measured on antlion constructions showed that the mode was located in the confidence interval of α_{wo} (figure 3.4). Only one trap had an angle greater than the upper limit of this confidence interval. Similarly, linear regression ($R^2 = 0.6136, F = 34.94, P < 0.001, N = 24$) was used to predict Δ_{RMSE} in the absence of off-centring (figure 3.3B). The predicted Δ_{RMSE} in the absence of off-centring did not differ significantly from zero (intercept: $\Delta_{RMSE} = 0.0359 \pm 0.0533 \text{ mm}, t = 1.396, P = 0.177$). The theoretical $RMSE$, $RMSE_{wo} = 0.2478 \pm 0.0533 \text{ mm}$, is therefore not significantly different from the $RMSE_c$ of $0.2098 \pm 0.0130 \text{ mm}$ ($N = 30$). In the absence of off-centring, the antlion is therefore able to construct a perfectly conical trap with a slope shallower than the maximal slope permitted by the physics of sand.

3.3.2 Impact of trap geometry on predation cost

All ants were captured during the experiments, ensuring a finite capture time. Out of 24 antlions, seven displayed no attack behaviour to catch their prey, and five used attack behaviours consisting of only one sand throwing or bite attempt. We did not observe avalanches triggered by ant struggle. Capture time was positively correlated with the number of times sand was thrown ($r = 0.9292, t = 11.79, P < 0.001, N = 24$), and with the number of attempts to bite the prey ($r = 0.7349, t = 5.0824, P < 0.001, N = 24$). Capture time was a linear function of the number of times sand was thrown and the number of attempts to bite the prey ($R^2 = 0.9329, F = 145.9, P < 0.001, N = 24$). Capture time was therefore considered

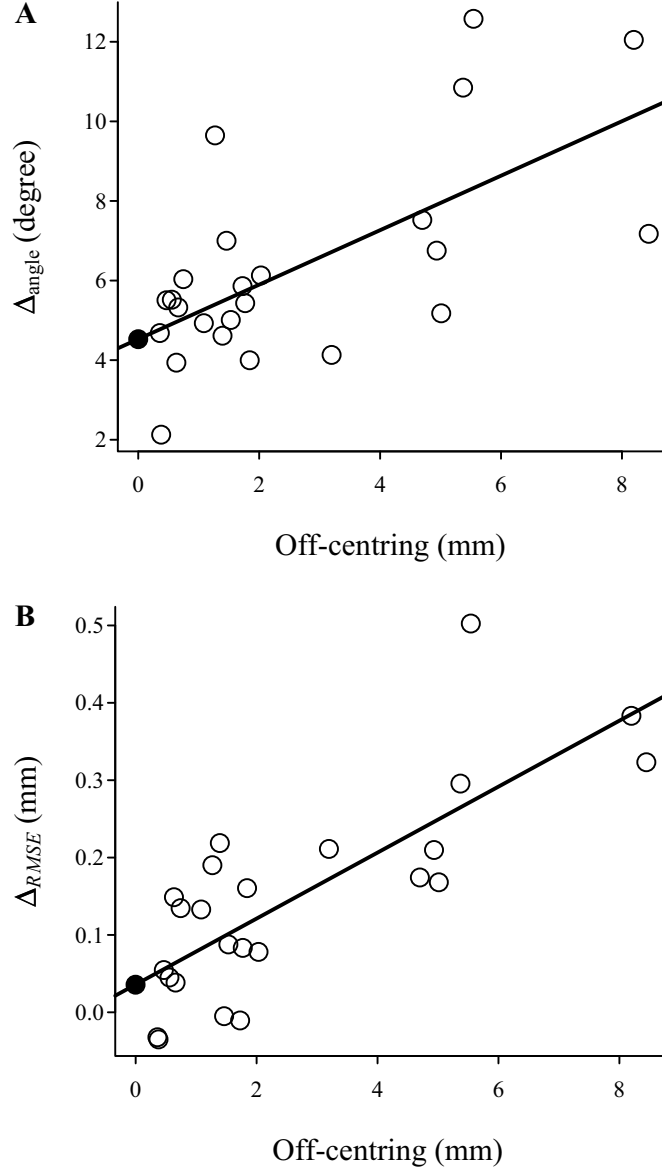


Figure 3.3: Changes in Δ_{angle} (A) and Δ_{RMSE} (B) as a function of offcentring. The straight line corresponds to the linear model fitted on the data. The open circles are data points and the closed circles are the predicted values of Δ_{angle} and Δ_{RMSE} in the absence of off-centring, making it possible to obtain $RMSE_{wo}$ and α_{wo} : $RMSE_{wo} = \Delta_{RMSE}(0) + RMSE_c$ and $\alpha_{wo} = \alpha_c - \Delta_{\text{angle}}(0)$.

to represent the cost of predation, as it is known that the number of times sand is thrown has a strong effect on predation cost (correlation between capture time and number of times sand thrown: $r = 0.9292$, $t = 11.7899$, $P < 0.001$, $N = 24$; correlation between capture time and number of biting attempts: $r = 0.7348753$, $t = 5.0824$, $P < 0.001$, $N = 24$). We then focused primarily on correlations between capture time and geometric variables. There was no difference in capture time between stage 2 larvae and stage 3 larvae ($W = 38.5$, $P = 0.0565$, $N = 24$). Once the prey had fallen into the trap, the capture cost was totally independent of the size of the trap. Indeed, capture cost was not correlated with trap diameter ($r = 0.1846$, $t = 0.8812$, $P = 0.3878$, $N = 24$) or trap height ($r = -0.0616$, $t = -0.2894$, $P = 0.7750$, $N = 24$). Capture time was negatively correlated with

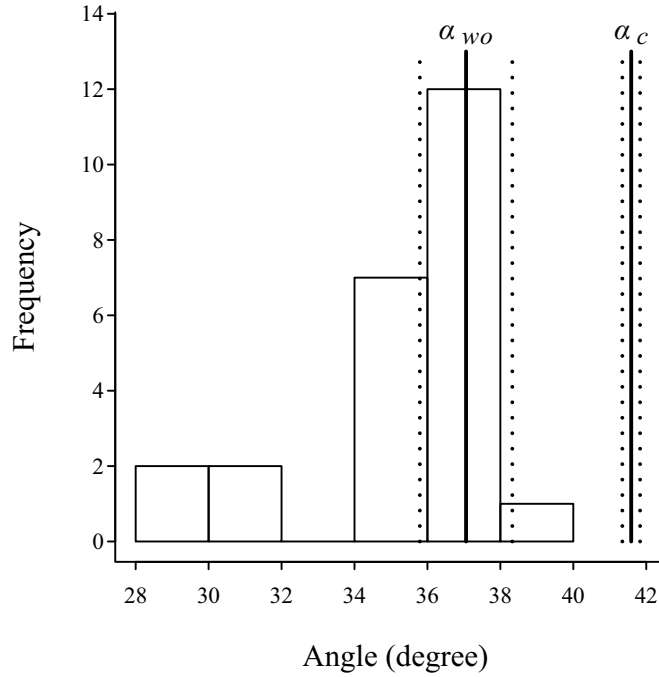


Figure 3.4: Distribution of the angles achieved in antlion constructions. The number of classes is given by Yule's formula ($k = 5.53$). The bars with solid lines correspond to α_{wo} and α_c , and the dotted lines indicate the 95% confidence intervals for these angles.

angle ($r = -0.5545$, $t = 3.1254$, $P < 0.001$, $N = 24$) and positively correlated with $RMSE$ ($r = 0.6793$, $t = 4.3416$, $P < 0.001$, $N = 24$). Capture time was also correlated with off-centring ($r = 0.8992$, $t = 13.3903$, $P < 0.001$, $N = 24$), and this relationship was expressed in terms of a linear model ($R^2 = 0.8085$, $F = 92.9$, $P < 0.001$, $N = 24$) (figure 3.5). The intercept of this regression line was not significantly different from zero (intercept: capture time = -0.5154 ± 0.3571 s, $t = -1.443$, $P = 0.1630$, $N = 24$). Thus, a capture time of zero can be obtained only if there is no off-centring (*i.e.* the trap must be perfectly conical).

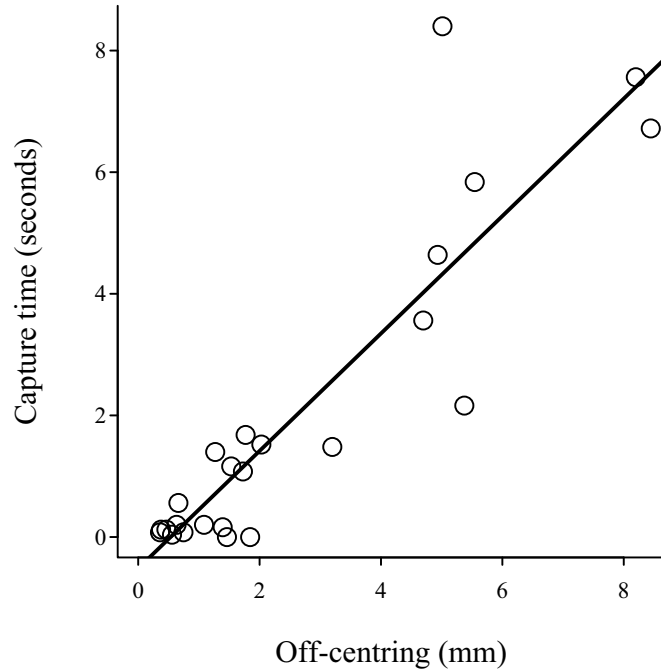


Figure 3.5: Linear changes over time in capture as a function of off-centring.

3.4 Discussion

Off-centring is the distance between the head and the lowest point of the trap. This off-centring is the result of postconstruction actions: after constructing its trap, the animal moves, triggering one or several avalanches of various sizes. Off-centring therefore leads to a deviation from the perfect cone shape and a decrease in trap angle as a result of the avalanches. Greater off-centring is associated with more frequent and/or larger avalanches, leading to a simultaneous decrease in angle and increase in *RMSE*. The loss of conicity indicates deviations from a perfect conical surface due to dips and humps in the trap surface. A loss of smoothness of the trap surface may make it easier for the prey to climb back up the trap. Similarly, the angle of the slope may affect the displacement of the prey [12]. This would explain why off-centring affects capture cost: the prey arrives at a point out of reach of the mandibles of the antlion and can move about more easily within the trap. Off-centring therefore seems to be the key factor determining predation cost. Thus, off-centring leads to a loss of architectural efficiency that is compensated for by attack behaviour.

We can now revisit our hypothetical model of costs and benefits of the pit construction on the basis of our results (figure 3.1). In the absence of off-centring, the trap is perfectly conical and the angle (α_{wo}) is significantly smaller than that defined by the physics of sand (α_c). Thus, before off-centring, the antlion constructs a trap that is perfectly conical but has an angle smaller than the crater angle. The angle α_{wo} therefore corresponds to the shallowest slope allowing prey to be captured as efficiently as possible. The antlion gains no advantage in terms of efficiency from building a trap with an angle greater than α_{wo} . Any perturbation leading to avalanches leads to higher maintenance cost. Thus the slope angle targeted by the antlion can be somewhat shallower than the crater angle. As described in the Introduction, the animal constructs its trap by defining an initial diameter and then digging down in a spiral to the bottom of the funnel

[124, 131]. The creation of perfect traps requires that the antlion begins with an initial perfect circle, digs itself down with a spiral movement, and stops before reaching the crater angle. We do not know the stimuli used for making this decision, but the production of avalanches and/or the forces acting on the numerous mechanosensors on the body may be used.

Pits are the simplest possible type of trap, and their rarity remains puzzling [51]. This foraging strategy is not new. These insects changed habitat before the fragmentation of Gondwana, moving from the trees to sand (*i.e.* from arboreal life style to psammophily) and pit construction was the key to the emergence of a small but successful group within the Myrmeleontidae, the Myrmeleontini [84, 85]. Other groups that developed later, including the Palparini, did not adopt this strategy, but have also been successful. Pit construction does not require specific morphological adaptations. Wormlion larvae (Diptera, Vermileonidae, *Vermileo*), which have no legs or strong mandibles, also construct pits in sand [129]. Thus, insect larvae of all morphologies are potentially able to build such traps. Finally, the type of prey and the microhabitat requirements are not necessarily unusual or restrictive in any way. It therefore remains a mystery why such simple traps have so rarely been adopted by the animal kingdom.

3.5 List of symbols and abbreviations

α	angle with respect to the horizontal of the trap
$RMSE$	root mean square error
α_c	drained angle of repose by a crater
$RMSE_c$	root mean square error by a crater at α_c
Δ_{angle}	difference between α_c and trap angle
Δ_{RMSE}	difference between trap $RMSE$ and $RMSE_c$
α_{wo}	theoretical angle without off-centring
$RMSE_{wo}$	theoretical $RMSE$ without off-centring

4 Orientation towards prey in antlions: efficient use of wave propagation in sand

A. Fertin and J. Casas. Orientation towards prey in antlions: efficient use of wave propagation in sand. *Journal of Experimental Biology*, in revision.

4.1 Introduction

Numerous arthropods use substrate vibrations to locate mates, predators and prey [47, 31, 21, 20]. Whereas most insects studied use vibrations at the interface between a solid (often a plant) and air, some also use waves at the interface between water and air. Waterstriders and backswimmers are the most studied examples [88, 101, 87, 69]. However, we know very little about mechanical wave perception in insects completely imbedded in the substrate, including soil-dwelling arthropods and endophytic insects. Many different insects live embedded in substrate. Coupling between the insect and substrate should facilitate use of available mechanical information for orientation.

Antlion larvae are a good example of insects living in substrate, as they spend their life buried in sand. They are found in dry and sandy habitats and their larvae dig funnel-shaped pits to catch ants and other arthropods. The pits are dug

starting from a circular groove, the antlion throwing sand with its mandibles. The antlion then gradually moves down in a spirally from the perimeter towards the centre, making the pit deeper and deeper [124, 131]. The antlion is at the trap centre when construction is complete, but may move away from the centre over time. The purpose of the antlion trap is to direct prey towards the bottom of the trap [75]. When the prey reaches the bottom of the pit, the antlion quickly closes its mandibles. This trap seems simple, but it requires a slope steep enough to convey prey while avoiding avalanches triggered by the inhabitant or by internal forces within the sand [34]. We have shown that antlions can construct pits with such an optimal slope.

Antlions prevent prey from escaping up the walls of the trap by throwing sand and attempting to bite them [102]. Thus, the antlion predation can be more active than pure sit-and-wait predation. However, an active attack has higher energetic costs and much higher rebuilding costs as the antlion must rebuild the pit. Thus, as it is important that an active attack bring higher rewards, an antlion probably uses all available information for orienting its attack. We propose that the antlion orients its attack based on mechanical wave propagation through sand. Sand is made of large conglomerations of discrete macroscopic particles. Sand and other granular materials behave differently than the classic forms of solids, liquids and gases. Sand is a surprising medium which sometimes behaves as a liquid (avalanches) and sometimes behaves as a solid [28]. Thus, it should be considered as a state of matter in its own right, in particular regarding mechanical wave propagation. Various animals use wave propagation in this way, including moles, vipers, lizards and scorpions [16, 60, 103, 130]. This study aimed to assess whether antlions use mechanical energy produced by struggling prey and that is transmitted through sand to determine the direction and distance of prey. We also discuss the implications of sand properties in terms of orientation mechanisms.

4.2 Materials and Methods

4.2.1 Wave propagation through sand caused by a walking ant

Signals transmitted through a layer of sand caused by an ant walking on the surface were measured. A condenser microphone (Brüel and Kjaer 4145) was used to measure changes in pressure of the sand in contact with a microphone membrane. The microphone was placed in a Plexiglas box ($11 \times 11 \times 6$ cm) which was filled with sand of calibrated granulometry (sand of Fontainebleau SDS190027, granulometry: 100-300 microns). The membrane of the microphone was covered with 5 mm of sand and positioned parallel to the surface of sand (figure 4.1A). The signal from the microphone was amplified by a preamplifier (Brüel and Kjaer 2619) and an amplifier (Brüel and Kjaer 2608) with an “A weighting network” filter (IEC 179-1965). The amplified signal was digitized by the sound entry of a graphics card (ADS Tech DVD Xpress). A camera (Panasonic Wv-bp130/G) was placed above the microphone and visual reference marks were placed on the box. These reference marks delimited the microphone membrane. The camera was connected to the video entry of the graphics card for proper synchronization of the microphone signal and the video. Workers of *Lasius fugilinosus* Latreille (Hymenoptera: Formicidae) were used because their carcasses were frequently observed around the traps in the field. An ant was placed on the surface of sand for each recording. Signal from the microphone was produced when the ant walked between the visual reference marks. The number of leg strokes was determined from the video.

4.2.2 Reproducing ant walk

The aim was to create a biotest simulating the passage of an ant. The recording hardware was the same as described above. A walking ant was mimicked by a

electromagnetic shaker (LDS V101). The electromagnetic shaker was mounted on an aluminium rod with a 5 mm length needle at its end. The needle was in contact with the sand above the microphone membrane (figure 4.1B). A signal sent to the electromagnetic shaker by the sound card of the computer simulated the passage of an ant. The signal consisted of a series of pulses with a pulse rate of f . Each pulse was defined by a fragment of a high frequency sine curve (4 kHz):

$$d(t) = -k \sin(2\pi 4000t)t \in \left[0, \frac{1.5}{4000}\right] \quad (4.1)$$

where k is the signal amplitude in volts (figure 4.2). A pulse corresponds to impact of the needle on sand. Goodness of pulse was checked with an oscilloscope. Recordings with the microphone were carried out with various amplitudes k . A power spectrum analysis was used to compare the recordings from ants with the recordings from the electromagnetic shaker. The pulse amplitude k was selected using this comparison of power spectra. An artificial stimulus of 150 seconds was then created, which simulated the walk of an ant on sand.

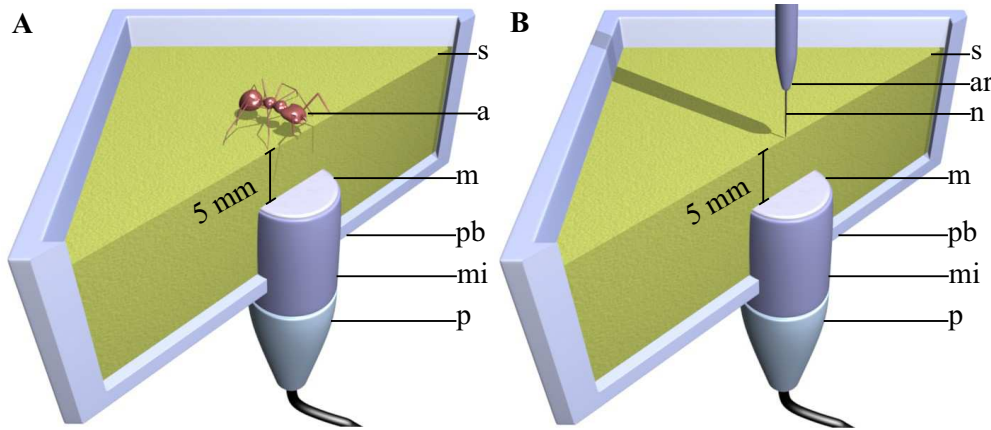


Figure 4.1: (A) Schema of the setup to record wave propagation through sand caused by a walking ant. (B) Schema of the setup to simulate a walking ant with a vibrating pot. a: ant; ar: aluminium rod mounted on electromagnetic shaker; m: microphone membrane; mi: microphone; n: needle; p: microphone preamplifier; pb: Perspex box; s: sand.

4.2.3 Behavioural bioassays

Second stage larvae of *Euroleon nostras* Fourcroy (Neuroptera: Myrmeleontidae) were collected in Tours (47°21'16.36" N, 0°42'16.08"E, France). They were fed each day with ants and *Drosophila*. Thirty antlion larvae were placed in plastic boxes (11 × 11 × 6 cm) filled with Fontainebleau sand to a depth of 5 cm the day before the experiment to allow them to dig their traps during the night. The experiments were performed at controlled temperature and moisture: $T = 25.8 \pm 0.5^\circ \text{C}$ and $H = 36.1 \pm 4.2\%$ (mean \pm standard deviation). The tip of the electromagnetic shaker was positioned carefully 10 mm behind the head of the antlion lying in its pit. The trap slope was between 29.61° and 37.60° [34]. Placing the tip 10 mm behind the antlion head gives a sand layer between 4.94 mm and 6.01 mm and similar to the sand layer used previously. Thus, the tip of the electromagnetic shaker was initially out of the reach of antlion mandibles. The stimulus simulating the walk of an ant was then produced.

Antlion attack behaviour during stimulation was recorded by a camera (Euromex VC3031). Each video sequence was analysed frame by frame to quantify the attack behaviour, which consisted of bite attempt and sand tossing. Attacks

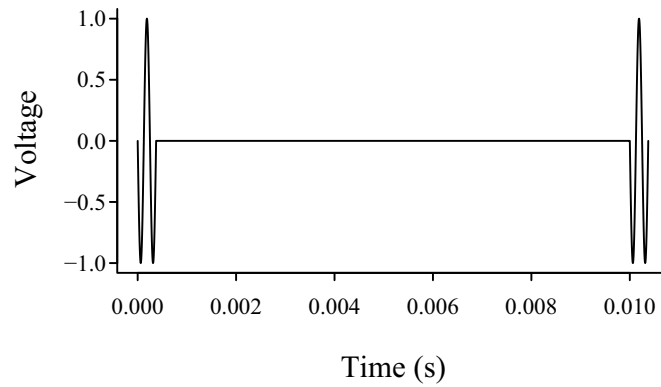


Figure 4.2: Example of two pulses sent through the vibrating pot with an amplitude of 1 V and a pulse rate of 100 Hz.

were considered successful if the antlion had moved towards the tip of the electromagnetic shaker and bitten it. The distance from head to tip was measured in the first and the last frame. This measurement was used to calculate antlion displacement during stimulation.

Direction of sand tossing was measured in the frame corresponding to the moment the sand was tossed. A frame obtained with an analog camera is made of two interlaced half-images separated by 0.02 s (PAL format). The first half-image contains the odd lines and the second contains the even lines. A delay between the capture of the two half-images induces a difference of contrast typical of a moving object, called interlacing. The following procedure aims at sharpening these small contrast differences. We propose here a simple image processing method to detect the areas with interlacing (*i.e.* moving areas) in a frame corresponding to sand flying (figure 3A).

First, the frame was broken down into red, green and blue images using standard RGB channels. Blue images were not used because their noise levels were too high. The images were coded on a grey-scale level from 0 (white) to 255 (black). Second, the contrast difference was calculated:

$$\epsilon_{i,j} = \left| P_{i,j} - \frac{P_{i,j+1} + P_{i,j-1}}{2} \right| \epsilon_{i,j} \in [0, 255] \quad (4.2)$$

If $P_{i,j}$ is close to the mean of grey values of the upper pixel $P_{i,j+1}$ and the lower pixel $P_{i,j-1}$, is close to 0. A pixel is therefore not interlaced if its grey value $P_{i,j}$ is close to the grey values of the upper pixel and the lower pixel. Third, the contrast differences were simplified by applying the following binary threshold:

$$\epsilon_{i,j} = \begin{cases} 0 & \epsilon_{i,j} \in [0, 1] \\ 255 & \epsilon_{i,j} \in [1, 255] \end{cases} \quad (4.3)$$

This procedure was applied to the red and green images (figure 4.3B and 4.3C). Fourth, we combined the red and green images by applying the Boolean operation “AND” between the red image and the green image. This operation keeps only the

information that is identical in both images (figure 4.3D). Fifth, we defined the three by three window around a pixel $P_{i,j}$:

$$M = \begin{bmatrix} P_{i-1,j-1} & P_{i-1,j} & P_{i-1,j+1} \\ P_{i,j-1} & P_{i,j} & P_{i,j+1} \\ P_{i+1,j-1} & P_{i+1,j} & P_{i+1,j+1} \end{bmatrix} \quad (4.4)$$

If a pixel is located in a region with interlacing, then the pattern of neighbouring

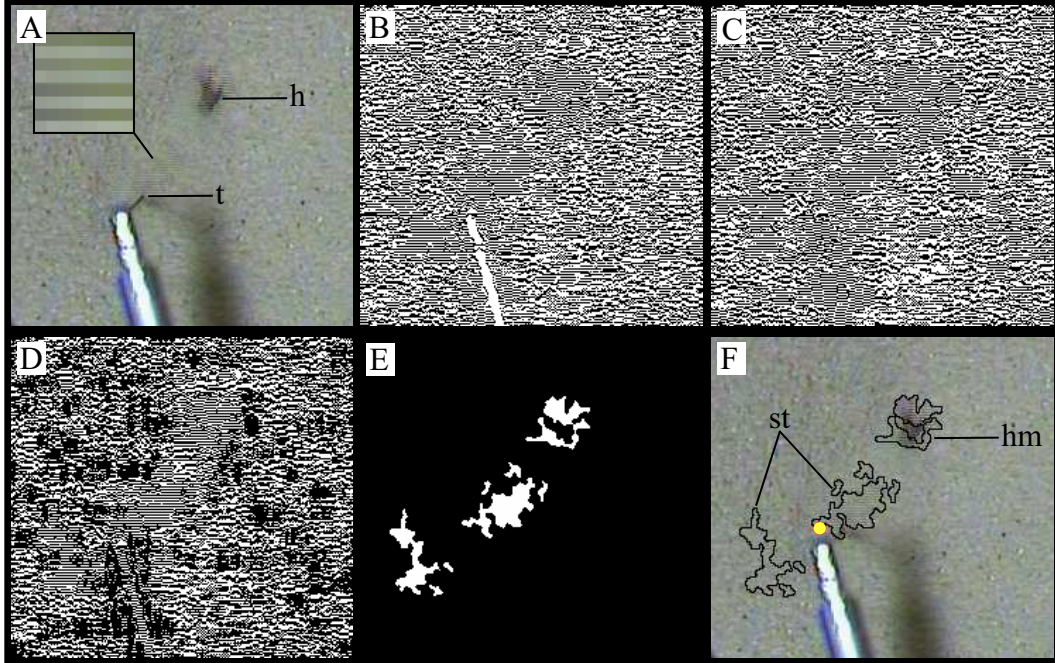


Figure 4.3: Example of the detection algorithm of interlaced areas. (A) Original frame with a close-up of an area with interlacing in the upper left corner (contrast is enhanced for illustrative purposes). (B) and (C) First processing of red and green images. (D) Result of the Boolean “AND” operation between red and green images. (E) Application of the despeckle filter after detection of interlaced area. (F) Final identification of moving areas during sand tossing relative to the source of stimuli. h: antlion head; t: tip of the vibrating pot; hm: interlaced area due to head movement; st: interlaced areas due to flying sand. The yellow point is the centroid of sand tossing areas.

pixels can be of two kinds only:

$$M_1 = \begin{bmatrix} 255 & 255 & 255 \\ 0 & 0 & 0 \\ 255 & 255 & 255 \end{bmatrix} \text{ or } M_1 = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 255 & 255 & 255 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (4.5)$$

Thus, these pixels can be identified with the following operation:

$$M - M_1 = 0 \text{ or } M - M_2 = 0 \quad (4.6)$$

Pixels $P_{i,j}$ outside interlaced areas were given the value of 255. Sixth, noise was removed with a despeckle filter of ImageJ (Abramoff, 2004) (a 3×3 median filter) (figure 3E). Seventh, the centroid of the sand flying area was computed. Sand tossing was defined by the centroid of the flying sand areas and its direction was measured in a reference frame centred on the antlion head (figure 4). Precision of sand tossing was defined by the angle between the sand tossing and the tip of the electromagnetic shaker (α_3). As antlions moved during stimulation, we observed several angle values α_1 even though they were fixed at 90° at the start of the experiment. We took this movement into account in our analysis. Fifty sand tossings were randomly selected in the recording of 26 antlions (two sand tossings per individual on average) and analysed. ImageJ was used to develop the algorithm¹ for analysis [2].

4.2.4 Statistical analysis

Wilcoxon tests or Student's t-tests were used for statistical analyses of the differences in variables. The choice between these two tests was determined by the significance of the Shapiro-Wilk test for normality and F test for homoscedasticity. We used linear models for the correlation between certain variables for which the significance of the correlation was assessed by F tests. Student's t-tests were used to analyse the significance of the parameters generated by these models. Rayleigh

¹Source code: see appendix B.

tests [10] were used to determine the significance of differences between the mean of circular variables and the 0° direction. The 95% confidence interval (mean \pm 95% confidence interval) is indicated for all means and estimates.

4.3 Results

4.3.1 Estimation of biotest parameters

We observed recurrent signals from pressure recording for an ant walking above the microphone membrane (figure 5A). These signals had a shape similar to a damped oscillation (figure 5B). The mean of twenty signals randomly extracted in 15 recordings is shown in figure 5C. Mean signal recognition in recordings was performed with a normalized cross-correlation between pattern and recordings. The normalized cross-correlation function is maximal when the recording is closest to the mean signal. The upper envelope of the normalized cross-correlation function

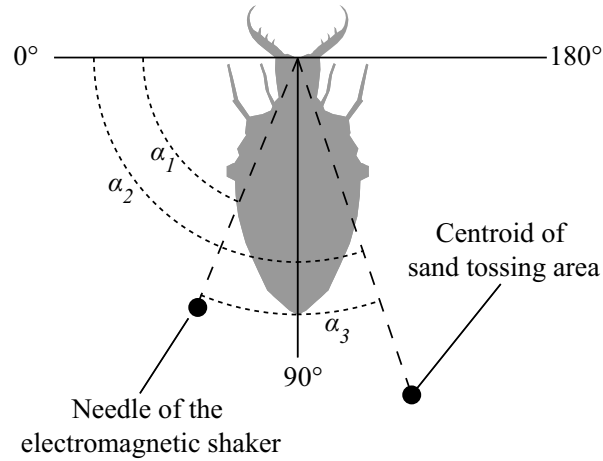


Figure 4.4: Reference frame and angle definition. α_1 : angle to the tip of the vibrating pot; α_2 : angle to sand tossing area; α_3 : Angle between tip location and sand tossing area, reflecting the precision of sand tossing.

was extracted by its derivative giving its maxima and then smoothed with a cubic spline in order to eliminate small local peaks. Thus, the maxima of the derivative of the function obtained identifies the timings of occurrence of a pattern within the records (figure 5D). The number of mean signals for each recording and the number of leg strokes during the recording were identical (Wilcoxon signed-rank test, $N = 15$, $V = 6$, $P = 0.1094$). Thus the mean signal was equivalent to a leg stroke. We calculated the mean time between two mean signals for each recording: the mean rate of leg strokes was 40 ± 9 Hz ($N = 15$). Thus, we fixed the pulse rate f modelled by the electromagnetic shaker at 40 Hz. Pulse amplitude k was determined by recording pressure with several k values. We used spectral analysis of the electromagnetic shaker recordings to measure the power spectral density maxima for each k value. This value was a linear function of the amplitude k ($N = 71$, $R^2 = 0.6554$, $P < 0.001$). We used the k value that was equal to the mean of the maximal power spectral density extracted from 20 signals in the 15 ant recordings ($k = 2.4$ V).

A mean signal was obtained from the mean of 20 signals extracted from electromagnetic shaker recordings as described above. Power spectral densities of mean signals for the ant pattern and the electromagnetic shaker pattern were very close, especially at the power peak (-19.75 dB at 1099 Hz for the ant pattern and -18.79 dB at 1059 Hz for the electromagnetic shaker pattern) (figure 6). The spectrum of the electromagnetic shaker pattern had a second, smaller peak at 4484 Hz, probably due to interference from the electromagnetic shaker or the attached needle.

4.3.2 Behavioral response to biotests

Twenty six of 30 antlions responded to the biotests. The behavioral responses were similar to complete attack behaviour in the presence of prey. Antlions tossed sand, attempted to bite the prey and moved towards the prey. The number of

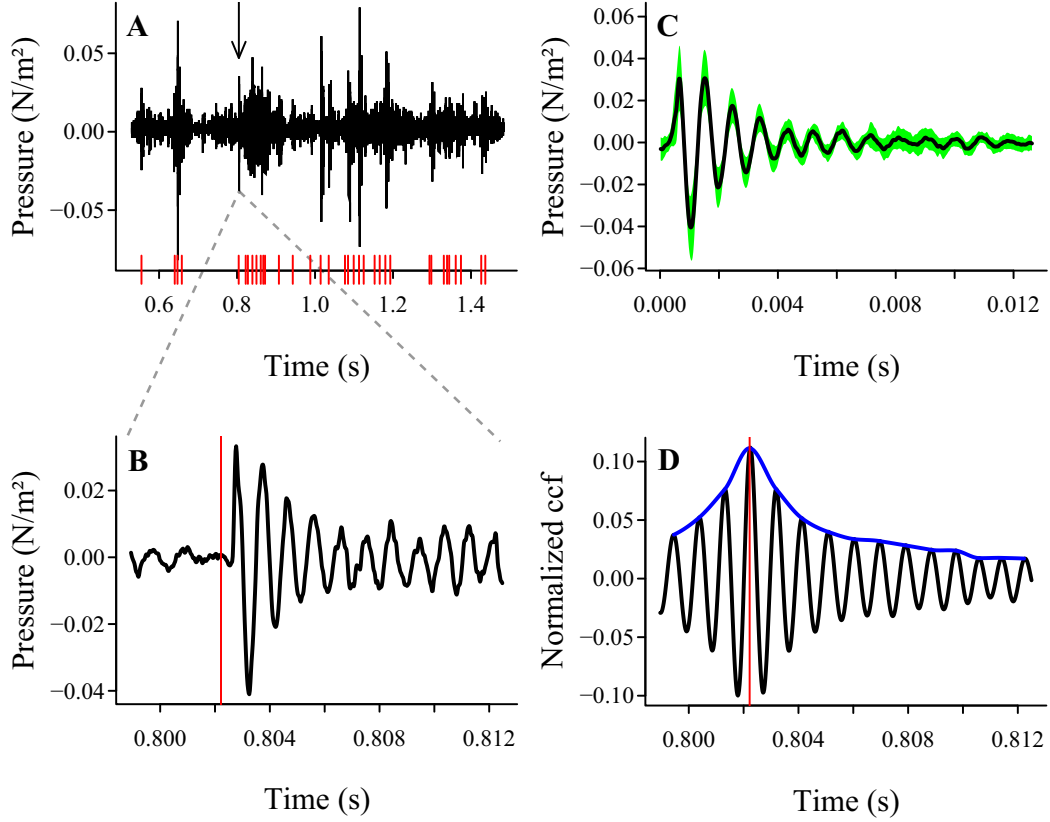


Figure 4.5: Biotest design. **(A)** Example of a signal recorded when an ant walks on the sand surface above the membrane of the microphone. The arrow points to the signal reproduced in B; red lines represent leg strokes. **(B)** A close-up of the signal identified in the recording. **(C)** The mean signal used for pattern recognition. This signal was derived from the mean of 20 signals randomly extracted in 15 recordings. The green envelope indicates the standard deviation. **(D)** Example of pattern (*i.e.* mean signal) recognition in the recording B. The blue curve is the smoothed envelope of the normalized cross-correlation function (ccf). The signal recognized using the maximums of the normalized cross-correlation function is indicated by vertical red line.

bites was identical to the number of sand tossings (paired Wilcoxon signed-rank test, $N = 26$, $V = 107$, $P = 0.0829$). We observed two types of bites:

1. A bite with a head movement towards the tip of the electromagnetic shaker, called a directed bite.
2. A bite with no head movement, called a non-directed bite.

Non-directed bites occurred less frequently than directed bites (paired Wilcoxon signed-rank test, $N = 26$, $V = 0$, $P < 0.001$). Thirteen antlions moved and bit the tip of the electromagnetic shaker. We considered these attacks successful (*i.e.* artificial prey was captured). The distance between the antlion head and the tip was shorter in the case of a successful attack than for a failed attack (5.15 ± 0.7 mm and 11.03 ± 0.93 mm, respectively, Student t -test, $N = 26$, $t = 11.2554$, $P < 0.001$).

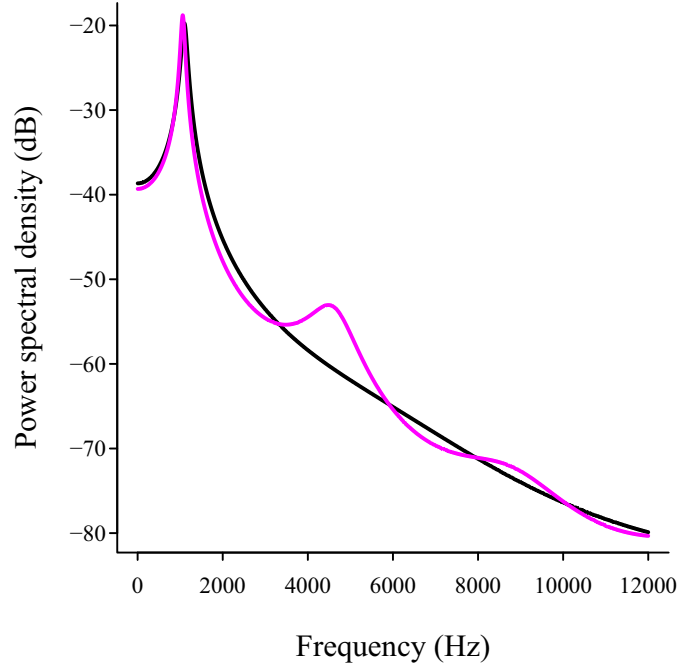


Figure 4.6: Power spectral density comparison between the ant signal (black curve) and the vibrating pot signal (pink curve).

This distance was shorter after successful attacks than at the start of the biotest (10 mm) (Student t -test, $N = 13$, $t = -16.0474$, $P < 0.001$). The probability of an antlion beginning its attack with sand tossing was significantly lower than 0.5 ($p = 0.27 \pm 0.18$, binomial test, $P = 0.0290$). Thus, an antlion often starts its attack with a bite. Non-moving antlions had the same proportion of bite and sand tossing in their attacks. By contrast, moving antlions used sand tossing more often, but only after they started to move (figure 7).

The angular precision of sand tossing (α_3) was not significantly different from 0 (mean: $0.87 \pm 4.76^\circ$, Rayleigh test, $N = 50$, $r = 0.9586$, $P < 0.001$) (figure 8A). The angle of sand tossing (α_1) was a linear function of the angle of the electro-

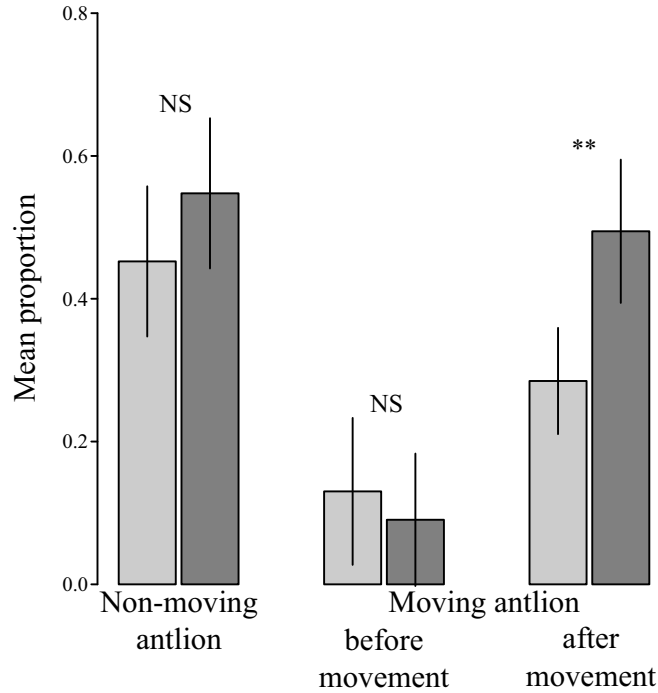


Figure 4.7: Mean proportions of bites (light grey bars) and sand tossings (dark grey bars) during attacks by non-moving and moving antlions. Attacks by moving antlions were divided into two parts: before and after they started to move (paired Wilcoxon signed-rank test; non-moving: $N = 13$, $V = 34$, $P = 0.4548$; before movement: $N = 13$, $V = 29$, $P = 0.4961$; after movement: $N = 13$, $V = 9$, $P < 0.01$). NS: non-significant.

magnetic shaker tip (α_2) ($N = 50$, $R^2 = 0.5669$, $F = 62.82$, $P < 0.001$). This relationship is not different than a perfect one (Rayleigh test, $N = 50$, $r = 0.9996$, $P < 0.001$) (figure 8B). Thus, antlions throw sand in the direction of the stimulus.

4.4 Discussion

Antlions clearly responded to mechanical waves produced by struggling insects in their pits. Antlions did not adjust their behaviour according to the distance to their prey. They tried to bite preys that were out of reach and many did not move even after several attempts to dislodge them. The equal use of sand tossing and biting is another indication that they do not gauge distance to prey, even for those which moved later. Sand tossing that covers most of the distance to the pit edge dislodges prey or triggers avalanches that do the rest. Thus, it is not necessary for antlions to know the distance to their prey if they construct pits with an optimal slope which will bring prey to them [34]. By contrast, antlions estimated very well the direction of prey stimuli. The prominent use of directed bites and the nearly perfect sand tossing precision show that antlions can extract directional information from mechanical waves. The movement of some antlions towards the tip of the electromagnetic shaker enforces this conclusion.

The sensory physiology of antlions in relation to prey capture is unknown except for the work of Devetak, in which an antlion was stimulated out of its pit in a highly contrived manner [26]. Though *Euroleon nostras* have six pairs of stemmata with 30 to 70 receptors, vision was not involved in prey capture in our study. The temporal and spatial resolution of these stemmata is not significant, but it is sufficient to detect low contrast variation at a distance of about one centimetre [62, 41, 67]. In our experiments, the needle was static. Thus, there was no variation of contrast. Antlions reacted only when the needle was set into vibratory motion. Vision may possibly be used to supplement mechanical information, *e.g.* about

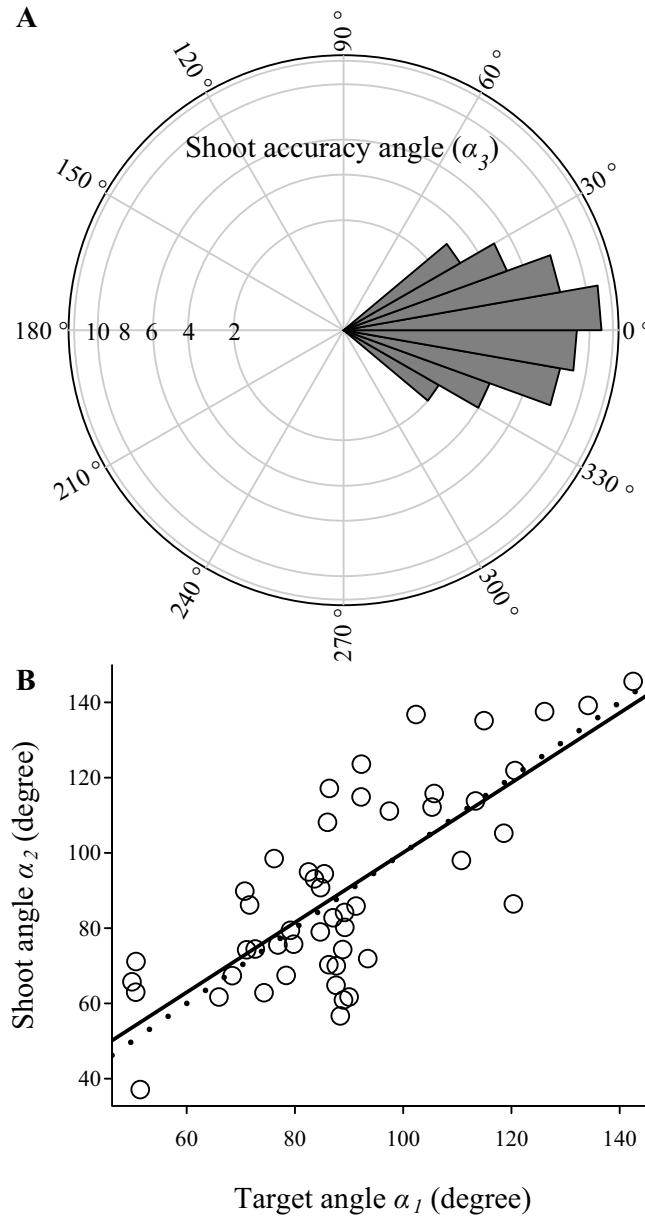


Figure 4.8: (A) Circular distribution of the precision angle of sand tossings (α_3). The area of each sector is proportional to its frequency. The scale is indicated on the left half of the circle. (B) Angle to the sand tossing area (shoot angle α_2) as a function of the angle to the tip (target angle α_1). This response is linear (black line), and close to the perfect response (dotted line).

distance, in the presence of real prey.

Antlion responses clearly show that antlions detect their prey through wave propagation in sand. The use of sand as a transmission medium of mechanical information has been studied regarding scorpions and crabs [16, 17, 3]. Sand scorpions assess prey direction in this manner with even better accuracy of orientation than by vibrational stimulus. Sand scorpions have eight vibration receptors on tarsi. A neuronal model explains how these sensors work [122, 18]. Previous authors have claimed that scorpions use Raleigh surface waves. However, antlions cannot use Rayleigh waves as easily because they are totally immersed in sand. Measurements of Rayleigh waves decay within sand will be necessary to clarify this point. They are transmitted to some depth within the substrate and antlions live in a subsurface layer.

Wave propagation within granular materials has been studied only recently [72, 111] and even more recently in sand [11]. Liu and Nagel showed that transmission is dominated by strong spatial fluctuations of force networks [72]. Consequently, the slightest temperature change induces major rearrangements of forces and sometimes a great loss of transmission. This exceptional sensitivity has been shown by Liu and Nagel [73]. An increase of one degree Celsius in a glass bead decreases transmission of sound within a layer of beads by 50%. Thus, wave propagation in sand, once considered at the microscale of reception, is not now understood except that it entails a large amount of stochasticity. The nearly perfect directional orientation of antlions buried in sand is therefore most remarkable given the high degree of unpredictability in the force networks within the medium. These two facts imply that antlions integrate the information in waves produced by struggling prey over many receptors distributed over a large portion of their body surface. The exact nature of the information they perceive is unknown, as is our understanding of wave propagation in this unique animal construction.

4.5 List of symbols and abbreviations

$d(t)$	equation of pulse as a time function
f	pulse rate
k	pulse amplitude
$\epsilon_{i,j}$	contrast difference
$\epsilon'_{i,j}$	contrast difference after thresholding
$P_{i,j}$	pixel value at (i, j) co-ordinates
M	three by three window around $P_{i,j}$
M_1 and M_2	pattern of neighbouring pixels
ccf	cross-correlation function
α_1	target angle
α_2	shoot angle
α_3	shoot accuracy angle

5 Discussion générale

La première partie de cette discussion consiste à résumer à partir de données bibliographiques les spécificités du microhabitat pour utiliser un piège en entonnoir. Le choix du microhabitat aura d'importantes conséquences sur les propriétés mécaniques du sable. Ce point sera traité dans la deuxième partie qui synthétise les résultats présentés dans cette thèse, portant sur la physique du sable et son utilisation pour la capture de proies. La dernière partie replace le piège du fourmilion dans un contexte évolutif.

5.1 Spécificités du microhabitat et piège en entonnoir

5.1.1 Introduction

L'utilisation du piège en entonnoir contraint les fourmilions à coloniser des écosystèmes à substrat sableux. Les larves de fourmilion sont relativement sessiles, leur mobilité étant réduite pour la plupart à la marche arrière et toujours juste sous la surface du sable. Les larves sont donc inféodées à la parcelle de sable choisi par la femelle au moment de l'oviposition. Chez *Euroleon nostra* Fourcroy (Neuroptera, Myrmeleontidae) ce choix de la parcelle par la femelle est mis en évidence par la présence de piège sur d'étroits gradins inaccessibles aux larves [106, 30]. Cette remarque a aussi été faite chez *Myrmeleon bore* Tjeder. Pour cette espèce il a

aussi été observé de plus grandes densités pour les zones de la parcelle où la granulométrie était fine [94]. Des expériences de choix de granulométrie confirment le fait que les fourmilions ajustent le choix de l'endroit de construction au sein de la parcelle [77, 12, 33]. Les fourmilions peuvent aussi bien construire leurs pièges sur des zones de sable en milieux ouverts ou en milieux couverts. Les zones ouvertes se trouvent sur des dunes, des plages, des rivages de lacs ou de rivières et des allées coupe-feu en zone forestière [37, 56, 64, 53, 94]. Les zones couvertes sont situées sous une végétation dense ou à la base d'arbre, sous des surplombs rocheux à la base de falaises ou dans des canyons, dans de petites grottes et au pied de bâtiments présentant des rebords¹ [6, 82, 44, 91, 61]. Je propose ici d'analyser les facteurs abiotiques du microhabitat régissant l'emploi d'un piège entonnoir.

5.1.2 Revue des données bibliographiques

Une synthèse de la littérature et quelques observations personnelles ont permis de répertorier 29 sites sur lesquels des pièges de fourmilions ont été observés. 15 espèces différentes sont représentées sur la totalité des 29 sites. Pour chacun de ces sites le microhabitat a été décrit par sa position en milieu ouvert ou non et sa granulométrie. La granulométrie a été approximativement décrite de manière qualitative, son exacte description étant inégale au sein de la littérature utilisée. La granulométrie a été dite fine lorsqu'elle est décrite en tant que telle ou décrite comme homogène avec des grains dont le diamètre est inférieur à 1 mm. La granulométrie a été dite grossière lorsque les auteurs la décrivent comme telle ou comme un mélange de sable et de gravier (*i.e.* avec un diamètre supérieur à 2 mm).

Les données climatiques moyennes mensuelles de température, précipitation et fraction d'ensoleillement, ont été mises en parallèle aux données de microhabitat. Pour la latitude et la longitude de chaque site, les variables climatiques ont été extraites des données préparées en 1991 par Leemans et Cramer et publiées

¹Le cas du fourmilion étudié dans cette thèse.

par l'International Institute for Applied System Analysis (IIASA) [70]. Ces cartes sont le résultat d'une interpolation spatiale sur une grille de $0,5^\circ$ (approximativement des carrés de 60km de côté) des relevés de plusieurs stations météorologiques mondiales pendant la période 1930-1960². La fraction d'ensoleillement est le pourcentage de temps pendant lequel la surface est soumise à une insolation (*i.e.* un éclaircissement supérieur à 120W.m^{-2}) entre le lever et le coucher du soleil. La fraction d'ensoleillement est donc directement liée à la nébulosité. Une fraction d'ensoleillement de 0% correspondant à une couverture nuageuse durant toute la journée. Les climats de chaque site sont ceux définis par le système de classification de Köppen.

Les mois pour lesquels les variables climatiques ont été extraites ont été choisis en fonction du climat :

1. Pour les climats secs, tempérés et froids : le mois de juin en hémisphère sud et le mois de décembre en hémisphère nord (*i.e.* le mois du solstice d'été).
2. Pour les climats tropicaux : le mois se trouvant au milieu de la saison sèche.

Ces mois sont situés dans la période d'activité des larves de fourmilion pour chaque climat. L'ensemble des résultats obtenus est résumé dans la table 5.1³.

²Données disponibles sur : [//ftp.fao.org/sd/sdr/sdrn/climate/](http://ftp.fao.org/sd/sdr/sdrn/climate/).

³Les coordonnées géographiques de chaque site sont données dans l'annexe C.

Espèce	Patch	Granulo.	Clim.	Temp.	Précip.	Ensol.	Réf.
<i>Callistoleon manselli</i> New	protégé	fine	Bs	24.5°C	70mm	64%	[82, 91]
<i>Euroleon nostra</i> Fourcroy	protégé	fine	Cf	18.5°C	50mm	53%	[Obs. pers.]
<i>Hagenomyia micans</i> MacLachlan	protégé	fine	Df	19°C	170mm	38%	[92]
<i>Macroleon lynceus</i> Fabricius	protégé	grossière	Aw	26°C	10mm	66%	[48]
<i>Macroleon quinquemaculatus</i> Hagen	protégé	fine	Am	24°C	30mm	66%	[49, 50]
<i>Morter obscurus</i> Rambur	ouvert	fine	Aw	26°C	10mm	66%	[48]
<i>Myrmecaelurus trigrammus</i> Pallas	ouvert	grossière	Cf	21.5°C	50mm	65%	[121]
<i>Myrmaecaelurus trigrammus</i> Pallas	ouvert	grossière	Cf	21.5°C	60mm	61%	[121]
<i>Myrmaecaelurus trigrammus</i> Pallas	protégé	?	Df	20.5°C	100mm	48%	[121]
<i>Myrmeleon carolinus</i> Banks	ouvert	fine	Am	17°C	50mm	68%	[53, 107]
<i>Myrmeleon carolinus</i> Banks	ouvert	fine	Am	20°C	50mm	67%	[78]
<i>Myrmeleon crudelis</i> Walker	ouvert	fine	Am	27°C	0mm	63%	[33]
<i>Myrmeleon crudelis</i> Walker	protégé	fine	Cf	29°C	60mm	77%	[100]
<i>Myrmeleon crudelis</i> Walker	protégé	fine	Am	20°C	50mm	67%	[78]
<i>Myrmeleon crudelis</i> Walker	protégé	fine	Bs	28°C	50mm	61%	[44, 45, 107]
<i>Myrmeleon diminutus</i> Esben-Petersen	ouvert	fine	Bw	22°C	20mm	77%	[6]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	ouvert	fine	Cf	18.5°C	50mm	81%	[121]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	ouvert	grossière	Cf	17.5°C	60mm	46%	[37]

Espèce	Patch	Granulo.	Clim.	Temp.	Précip.	Ensol.	Réf.
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	ouvert	grossière	Df	19°C	140mm	37%	[92]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	ouvert	fine	Cf	18.5°C	50mm	53%	[Obs. pers.]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	protégé	fine	Cf	18.5°C	50mm	53%	[Obs. pers.]
<i>Myrmeleon immaculatus</i> DeGeer	protégé	grossière	Cf	27°C	180mm	69%	[56]
<i>Myrmeleon immaculatus</i> DeGeer	protégé	fine	Bf	28°C	50mm	61%	[44, 45]
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur	ouvert	fine	Cf	21.5°C	20mm	74%	[121]
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur	ouvert	grossière	Cf	15.5°C	40mm	74%	[121]
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur	ouvert	fine	Cs	20.5°C	10mm	69%	[121]
<i>Myrmeleon mobilis</i> Hagen	protégé	?	Cf	26.5°C	180mm	68%	[32]
<i>Myrmeleon pictifrons</i> Gerstaecker	protégé	fine	Cf	21.5°C	60mm	60%	[6]
<i>Myrmeleon pictifrons</i> Gerstaecker	protégé	fine	Cf	23.5°C	120mm	60%	[61]

Table 5.1: Synthèse bibliographique des sites sur lesquels des pièges ont été observés. Listes des abréviations utilisées dans la table : Granulo. : granulométrie; ? : donnée manquante; Clim. : climats selon Köppen; Temp. : température (°C); Précip. : précipitations (mm); Ensol. : ensoleillement (%); Réf. : références bibliographiques; Obs. pers. : observations personnelles. Briève description des codes-climats de Köppen : Am : tropical, type mousson; Aw : tropical, type savane; Bs : sec, type steppe; Bw : sec, type désert; Cf : tempéré, type océanique; Cs : tempéré, type méditerranéen; Df : froid, type continental.

5.1.3 Analyse des données bibliographiques

Les climats sous lesquels se trouvent des fourmilions sont relativement diversifiés : ils représentent 54% des différents climats possibles à la surface du globe. 45% des fourmilions ont été observés en climat tempéré océanique, ce qui représente la plus forte proportion (figure 5.1). Sur l'ensemble des sites, les précipitations et la température ne sont pas corrélées ($r = 0,2818$, test t de Student, $t = 0,1937$, $P = 0,8478$, $N = 29$). Température et fraction d'ensoleillement ne sont pas non plus corrélées ($r = 0,2818$, test t de Student, $t = 1,5263$, $P = 0,1386$, $N = 29$). Les précipitations sont corrélées négativement à la fraction d'ensoleillement ($r = -0,4077$, test t de Student, $t = -2,3201$, $P < 0,05$, $N = 29$).

La proportion de sites en zones ouvertes ($0,4828 \pm 0,1901$ intervalle de confiance

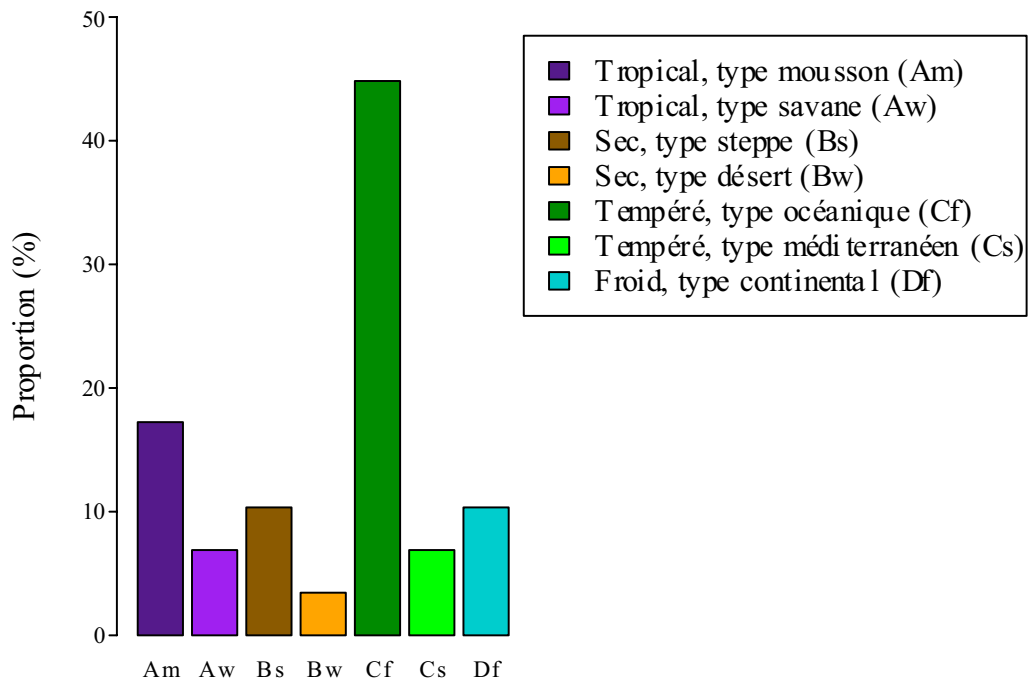


Figure 5.1: Proportions relatives des climats où la construction de pièges a été observée. Les climats sont indiqués selon la classification de Köppen et leurs descriptions simplifiées (les codes indiqués entre parenthèses correspondent à la codification de Köppen).

à 95%) est la même que celle en zones couvertes ($0,5172 \pm 0,1901$ intervalle de confiance à 95%) (test binomial, $P = 1$, $N = 29$). Les températures sont supérieures pour les sites où les pièges étaient construits en milieux couverts que pour les sites où les pièges étaient construits en milieux découverts (test de rang de Wilcoxon, $W = 56$, $P < 0,05$, $N = 29$) (figure 5.2A). De même, les précipitations sont plus importantes en milieux couverts qu'en milieux ouverts (test de rang de Wilcoxon, $W = 55,5$, $P < 0,05$, $N = 29$) (figure 5.2B). De manière générale, l'utilisation d'une parcelle couverte ou non en fonction à la fois de la température et des précipitations, peut être modélisée par un modèle linéaire généralisé avec un modèle d'erreur binomiale. L'ajustement a été réalisé par maximum de vraisemblance ($AIC = 33,6750$, R^2 de McFaden = $0,3109$), et la table 5.2 donne les résultats de l'ajustement. La figure 5.3 montre que le placement des pièges sous un abri va dépendre d'une combinaison linéaire de la température et des précipi-

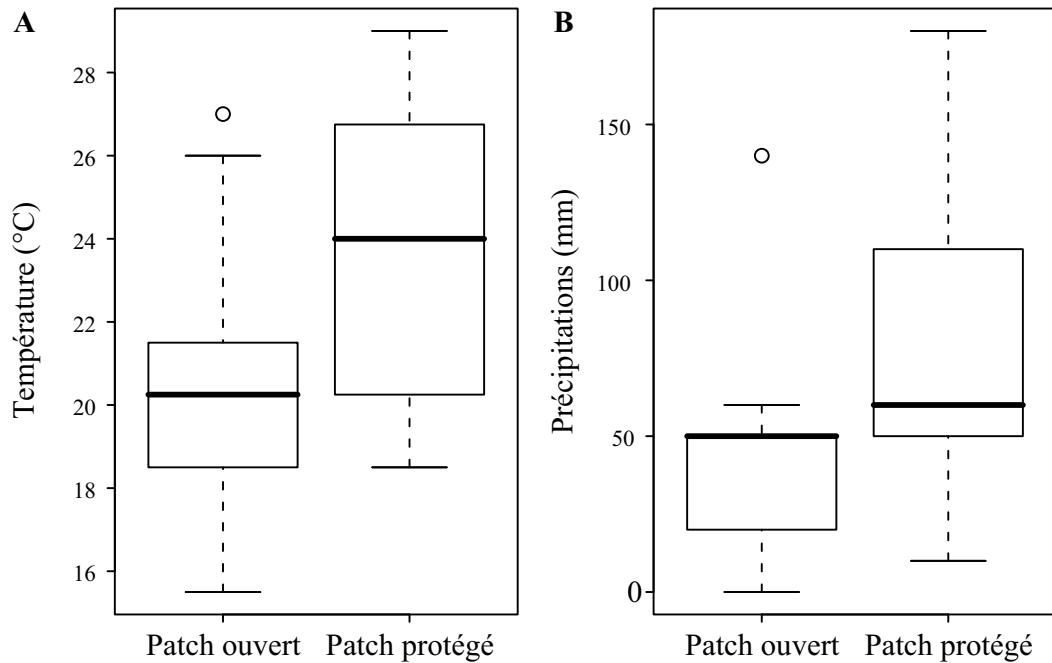


Figure 5.2: Distributions des températures (**A**) et des précipitations (**B**), sur les patches ouverts et sur les patches protégés.

tations : pour de faibles précipitations et une faible température, un milieu ouvert est utilisé, et inversement pour une température et des précipitations élevées, un milieu couvert est utilisé.

Les sites en milieux ouverts ne présentent pas une sélection granulométrique particulière (proportion de parcelles avec une granulométrie grossière = $0,6429 \pm 0,2605$ intervalle de confiance à 95%, test binomial, $P = 0,4240$, $N = 14$). Cependant, pour ces mêmes sites la granulométrie est liée aux précipitations : la granulométrie est grossière quand les précipitations sont élevées (test de rang de Wilcoxon, $W = 6$, $P < 0,01$, $N = 14$). La granulométrie choisie en milieux couverts est fine (proportion de parcelles avec une granulométrie fine = $0,8461 \pm 0,2176$ intervalle de confiance à 95%, test binomial, $P < 0,05$, $N = 13$).

5.1.4 Discussion

Les intervalles de précipitation et de température utilisés par les fourmilions sont relativement étendus, montrant une certaine souplesse des conditions macro-climatiques. Une parcelle couverte va offrir plusieurs avantages, notamment une protection contre les pics de températures quand le soleil est au zénith. Ainsi à cette période de la journée, la température à la surface du sol peut dépasser la li-

Paramètre	Estimation	Erreur standard	z	P
Interception	-5,7303	2,1383	-2,680	< 0,01
Précipitations	0,0178	0,008	2,155	< 0,05
Température	0,2178	0,0888	2,453	< 0,05

Table 5.2: Estimation des paramètres (i.e. interception, coefficient des précipitations et coefficient de la température) du modèle linéaire généralisé du choix d'un patch en zone ouverte ou non en fonction de la température et des précipitations. Un test Z a permis de tester si ces estimations sont significativement différentes de 0.

mite létale [78, 44]. Si une parcelle protégée apparaît plus avantageuse pour éviter de trop grandes températures, il faut cependant noter qu'il peut y avoir des adaptations aux fortes températures. Ainsi *Myrmeleon carolinus* aura un métabolisme plus adapté aux fortes températures que *Myrmeleon crudelis*, espèce sympatrique vivant en zone protégée [76, 78]. L'architecture du piège influe aussi sur la température, car en journée la température est plus basse au fond du piège (jusqu'à 10°C d'écart) [1]. Enfin, des adaptations comportementales permettent d'échapper aux fortes températures, comme le changement de position au sein du piège ou la construction du piège pendant les moments les plus frais de la journée [131, 65]. Les pics de température en journée sont très certainement une des limites quant

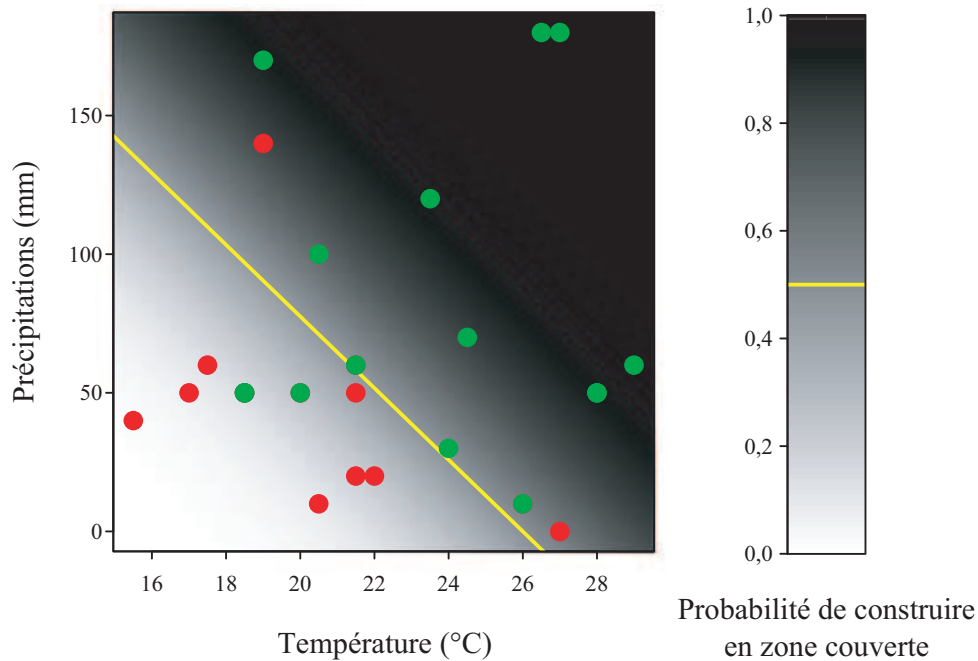


Figure 5.3: Localisation des sites d'observation des pièges sur le diagramme précipitations-température. Les points rouges concernent les pièges observés en milieux ouverts et les points verts les pièges en milieux couverts. Le dégradé de gris indique la prédiction par le modèle linéaire généralisé de la probabilité, selon l'échelle probit, de construire en zone couverte. Le segment jaune indique cette probabilité à 0,5.

à l'utilisation de milieux désertiques, pourtant souvent riches en zones sableuses (figure 5.1).

Pour une même espèce le choix d'une parcelle protégée peut varier, comme c'est le cas pour *Myrmeleon formicarius*, *Myrmeleon crudelis* et *Myrmaecaelurus trigrammus* (table 5.1). D'autres espèces, comme *Euroleon nostra*, sont très spécialistes de microhabitats protégés [121]. Chez cette espèce, si les oeufs sont déposés à quelques mètres de la parcelle habituellement occupée — dans une granulométrie identique — les larves ne dépassent jamais le premier stade (observations personnelles). L'utilisation d'une parcelle protégée présente néanmoins un désavantage en terme de restriction spatiale. En effet, sur un même site la densité de pièges peut être jusqu'à 10 fois plus importante pour l'espèce utilisant les parcelles protégées que pour l'espèce utilisant les parcelles ouvertes [78]. Cette agrégation va résulter de contraintes abiotiques, mais va avoir pour conséquence biotique des phénomènes de compétition d'interférence et/ou d'exploitation intra et interspécifique, de cannibalisme, de prédation intragilde et de dérangements mutuels par les jets de sable rebouchant les pièges adjacents [49, 50, 46]. Ces conséquences biotiques peuvent avoir, dans certains cas, un effet sur le « giving up time »⁴ du piège, les fourmilions relocalisant leurs pièges plus souvent [95, 71]. Si les contraintes abiotiques sont prépondérantes sur les contraintes biotiques, on doit observer une ségrégation des espèces en fonction du microhabitat [128]. La balance entre facteurs abiotiques et facteurs biotiques n'est pas la même sur tous les sites. Par exemple, *Myrmeleon crudelis* et *Myrmeleon carolinus* ont été observées toutes les deux en même temps en forte agrégation sur les parcelles protégées, alors que sur une même parcelle *Myrmeleon formicarius* occupe les parties découvertes et *Euroleon nostra* les parties protégées [44, 121].

La protection contre la pluie est un avantage plus évident des parcelles protégées. La pluie va détruire les pièges, induisant des durées de vie des pièges bien plus

⁴Le temps alloué à l'utilisation d'un piège.

courtes en cas de fortes précipitations sur les parcelles ouvertes [78, 100]. Suivant la composition chimique du sable (*e.g.* la proportion d'argile) la pluie peut même entraîner la formation d'une croûte inexploitable par les fourmilions [44, 39]. De plus, l'humidité du sable affecte ses propriétés physiques [9]. Ce fait a son importance, du moins chez *Myrmeleon carolinus*, car le piège n'est reconstruit qu'une fois le sable sec [78]. La cohésion des grains de sable par l'eau semble augmenter les coût de construction du piège, car *Myrmeleon pictifrons* diminue le diamètre du piège quand le taux d'humidité augmente, et ne construit plus de piège dès que l'humidité dépasse 4% [64]. En cas de fortes précipitations, les parcelles ouvertes sembleraient tout de même utilisables si la granulométrie est plus grossière. Cela pourrait s'expliquer par des capacités de rétention d'eau moindre lorsque le substrat comporte de plus grosses particules. Le sable serait alors plus rapidement sec. Cependant les propriétés physico-chimiques du substrat, comme la présence d'argile, de limon ou de matière organique, influe aussi sur l'état de siccité du substrat.

Mis à part le cas de fortes précipitations sur des parcelles ouvertes, la granulométrie de prédilection semble être celle dite fine. De nombreux travaux montrent qu'une granulométrie fine réduit les capacités locomotrices des fourmis dans le piège [75, 6, 12, 33]. De plus, une granulométrie trop grossière (50% des grains avec un diamètre compris entre 2 et 6mm) induit un temps plus long pour débiter et construire le piège, que dans une granulométrie fine (75% des grains avec un diamètre inférieur à 1mm) [33]. Ce qui cause un coût temporel dans le choix de l'emplacement et la construction du piège.

Les conditions idéales de construction d'un piège sont un sable fin et sec. Les propriétés mécaniques du piège seront donc discutées dans la partie 5.2 en condition de sable sec. Cependant, et contrairement à ce que d'autres auteurs ont affirmé, il ne me semble pas que les fourmilions soient extrêmement inféodés à un micro-habitat spécifique [84, 85, 110]. La proportion de pièges trouvés sur des parcelles

découvertes montre que si les conditions climatiques ne sont pas trop extrêmes, ceux-ci sont tout à fait exploitables. En conclusion, toute zone sableuse peut être exploitée par les fourmilions, pour peu que la granulométrie soit suffisamment fine.

5.2 Propriétés mécaniques du sable et capture des proies

5.2.1 Construction et architecture du piège

La méthode de construction générique des fourmilions est constituée d'un ensemble de comportements stéréotypés. L'unité comportementale primaire est celle qui consiste en un mouvement en arrière en s'enfouissant dans le sable suivi d'un jet de sable dégageant la tête. La construction se déroule en 3 séries de comportement, la troisième étant facultative (observations personnelles) [131, 124, 75] (figure 5.4) :

1. Creusage d'une tranchée circulaire par une série d'unité comportementale primaire.
2. Un mouvement en forme de spirale-conique de la périphérie vers le centre, constitué d'une série d'unité comportementale primaire, chaque mouvement en arrière déclenchant une avalanche.
3. Occasionnellement, un élargissement du piège une fois arrivé au centre par quelques jets de sable précédés d'une avalanche.

Au cours de l'étape 2, chaque jet de sable étant précédé d'une avalanche, le diamètre final est légèrement supérieur au diamètre initial. A la fin de la construction le fourmilion se trouve au centre du piège, mais il peut arriver qu'il se décale légèrement par la suite créant un décentrage⁵ qui affecte l'architecture du piège (voir

⁵ « Off-centring » en anglais dans les parties précédentes.

partie 2). En fin de construction, et avant tout décentrage, le piège est parfaitement conique et avec un angle constant quelque soit le stade larvaire ou le diamètre initial (voir partie 3).

Le mécanisme de construction du piège débute par la définition du diamètre. Le choix d'un grand diamètre va avoir pour principale conséquence d'augmenter la probabilité d'interception des proies, et donc la probabilité de capture. Une fois le diamètre défini, l'animal détermine l'architecture finale par le moyen de la profondeur du piège. La profondeur et donc l'angle de la pente du piège sont limités par un angle maximal de stabilité ou angle de cratère au repos [28]. Un cratère formé dans du sable sec avec un angle à l'angle de cratère au repos peut-être schématiquement représenté par un état métastable critique où l'énergie potentielle est la plus élevée possible. Un système métastable est dans un état qui correspond à un minimum local d'énergie potentielle. Pour que le système puisse atteindre un autre état d'énergie minimale locale ou non, il faut lui fournir une petite quantité d'énergie appelée énergie d'activation. Dans le cas piège du fourmilion, l'énergie d'activation est apportée par une perturbation extérieure qui entraîne une ou plu-

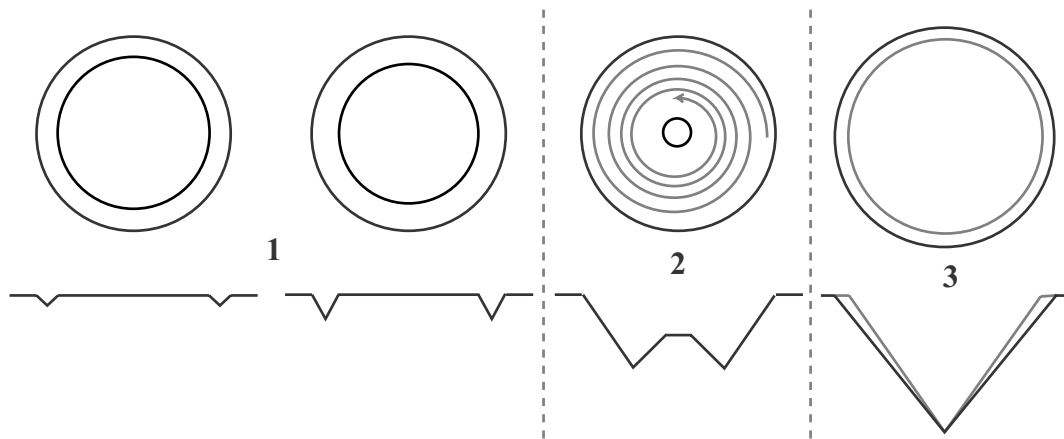


Figure 5.4: Schémas des étapes de construction d'un piège en entonnoir. (1) Construction de la tranchée circulaire. (2) Mouvement en hélico-spirale vers le fond du piège. (3) Diminution de l'angle de pente du piège.

sieurs avalanches. Le cratère se retrouve alors dans un autre état métastable avec une énergie potentielle plus faible (figure 5.5).

Pour un diamètre fixé, déterminer la profondeur du piège revient donc à établir l'énergie potentielle du piège. La partie 3 montre que le fourmilion ne construit pas à l'angle de cratère au repos, autrement dit le fourmilion donne à son piège une énergie potentielle qui n'est pas maximale (figure 5.5). Cela implique que durant la construction le fourmilion est capable d'ajuster le nombre de spires du mouvement en forme de spirale-conique, pour obtenir la profondeur adéquate.

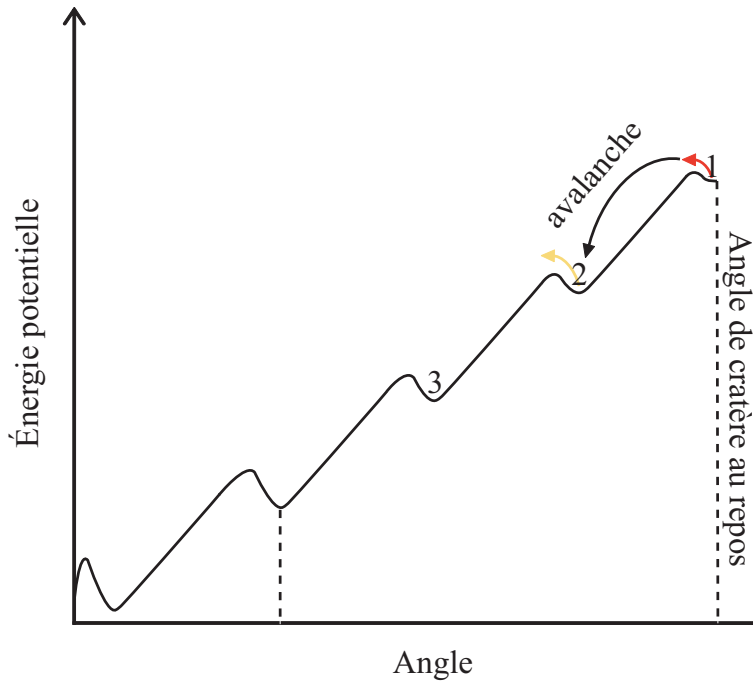


Figure 5.5: Représentation schématique de la métastabilité d'un cratère de sable sec. On passe de l'état métastable critique 1 à l'état métastable 2 d'énergie potentielle plus basse, grâce à l'énergie d'activation (*i.e.* perturbation) représentée par la flèche rouge. Pour passer de l'état 2 à l'état 3 l'énergie d'activation doit être plus grande (flèche orange). La ligne en pointillés représente l'angle de construction pour un piège de fourmilion.

5.2.2 Sable et mécanisme de capture des proies

Le choix de l'angle et de la stabilité du piège vont avoir des conséquences sur la capture. La pente et la conicité du piège vont affecter l'efficacité de la capture. Ainsi l'angle de construction idéal assure une locomotion réduite de la fourmi dans le piège tout en conservant une certaine stabilité. Cet angle permet d'éviter le déclenchement d'avalanches par la chute de la proie, ce qui entraînerait par la suite un plus grand coût de déblaiement. En fait, les seules avalanches observées pendant la capture d'une proie, sont celles déclenchées par le fourmilion lui-même avant un jet de sable. A savoir que dans le cas de jets de sable le piège a déjà été dégradé, en termes d'angle et de conicité, par le décentrage. Un piège avec un angle supérieur à l'angle de construction induit aussi un plus grand coût de construction, l'énergie potentielle à fournir au piège étant supérieure. L'architecture du piège est donc sub-optimale dans le sens où elle réduit à la fois les coûts de prédation, les coûts de construction et de déblaiement (voir partie 3). La capture des proies est aussi assurée par le comportement d'attaque qui complète le fonctionnement du piège lorsque son architecture est défectueuse (voir partie 3). Le comportement d'attaque est déclenché par le stimulus mécanique de la proie marchant sur le sable. La partie 4 montre que fourmilion est capable d'extraire la direction de ses proies de l'information ondulatoire propagée dans le sable. Jets de sable et morsures sont alors dirigés vers la proie ce qui leur confère une efficacité maximale (voir partie 2).

5.2.3 Méchanoréception en milieux granulaires

Les mécanismes permettant au fourmilion de construire avec un angle fixé restent inconnus à ce jour. Il faut noter que pendant la construction l'unité comportementale primaire — recul, enfouissement, jet de sable — va avoir une influence sur l'angle. En effet, le mouvement de recul constitue une perturbation qui déclenche une avalanche ensuite déblayée par un jet de sable. Le jet de sable retire

du piège à la fois le sable tombé lors de l'avalanche et le sable accumulé sur la tête par l'enfouissement. Si le volume de sable de l'avalanche est inférieur au volume de l'enfouissement, alors l'angle augmente et inversement. L'amplitude du mouvement de recul peut potentiellement permettre au fourmilion de gérer l'angle des parois du piège. Il est donc possible que l'animal en cours de construction corrèle le mouvement de recul en tant que perturbation avec le déclenchement ou non d'une avalanche, afin d'obtenir l'état de stabilité du piège. Si le processus de construction est tel, les murs du piège devraient être très proches de l'angle de cratère de repos à un moment de la construction (peut-être au moment de la première tranchée circulaire), de sorte que l'animal obtienne une évaluation de la stabilité critique. Ces points ne pourront être résolus que lorsque l'évolution tridimensionnelle et la mécanique du piège au cours de la construction seront connues. La troisième étape de construction, montre que le fourmilion peut configurer son piège dans un état métastable d'énergie potentielle plus basse en fin de construction. Cela suggère que l'animal est capable d'apprécier en fin de construction l'état de son piège et d'ajuster celui-ci si nécessaire. D'un point de vue mécanique, si le fourmilion est capable de détecter et de localiser une fourmi marchant sur le sable, il lui est tout à fait possible d'analyser les variations de contraintes dans le sable pendant ou résultant d'une avalanche.

La propagation d'onde dans le sable est qualitativement différente de la propagation dans un solide ou dans un liquide et dépend de l'arrangement des grains de sable [72, 73, 40]. Notamment en milieux confinés, les ondes élastiques se propagent suivant différents modes discrets, de manière donc complètement différente de la propagation d'ondes en milieux solides [11]. A l'échelle des grains de sable, les ondes se propagent d'un grain à un autre via les contacts non-linéaires Hertiens. Dans milieu granulaire désordonné, le cas du sable, le mouvement des grains suite à un impact dépend du réseau de contacts [97, 109]. De plus, la distribution des contraintes dans un tas de sable dépend de la manière dont il a été construit

[14, 125]. Par analogie, il est donc fort probable que la méthode de construction du fourmilion aboutisse à une configuration de réseaux de contraintes ayant des conséquences sur la propagation des ondes. Le caractère imprévisible du mouvement de chaque grain de sable nécessite soit un mécanorécepteur de grande taille et en contact avec un grand nombre de grains de sable, soit de nombreux mécanorécepteurs à l'échelle des grains de sable. La petite taille du fourmilion privilégie la deuxième solution. Une première investigation au microscope électronique à balayage, a montré des soies qui se révèlent être de potentiels mécanorécepteurs adaptés au sable :

1. La base présente une chaussette typique des mécanorécepteurs des insectes, permettant une déflexion de la soie (figure 5.6A) [63].
2. La longueur de ces soies, environ 150 microns, est typiquement l'ordre de grandeur des grains de sable (figure 5.6B).
3. Ces soies sont très nombreuses et présentent sur toute la face dorsale du fourmilion, avec une concentration nettement plus importante au niveau du thorax.
4. Les nombreuses ramifications d'une soie s'emmêlent avec celles d'autres soies et les grains de poussières et de sable (figure 5.6C).

L'orientation presque parfaite des fourmilions montre que les mécanorécepteurs sont utilisés de manière directionnelle. Dans le cas de grandes espèces, le déphasage et/ou la variation d'amplitude de l'onde arrivant sur plusieurs récepteurs suffisamment espacés, permettent l'analyse de la direction de l'onde [3, 18, 68]. Mais les cas d'espèces plus petites sont plus rares, peut-être en raison du fait que le déphasage et la variation d'amplitude sont plus faibles pour être détectés. L'architecture du piège pourrait permettre au fourmilion de passer outre ce problème d'échelle, les ondes pouvant se propager en faisant tout le tour du piège, cela permettrait un déphasage plus important entre le côté droit et le côté gauche.

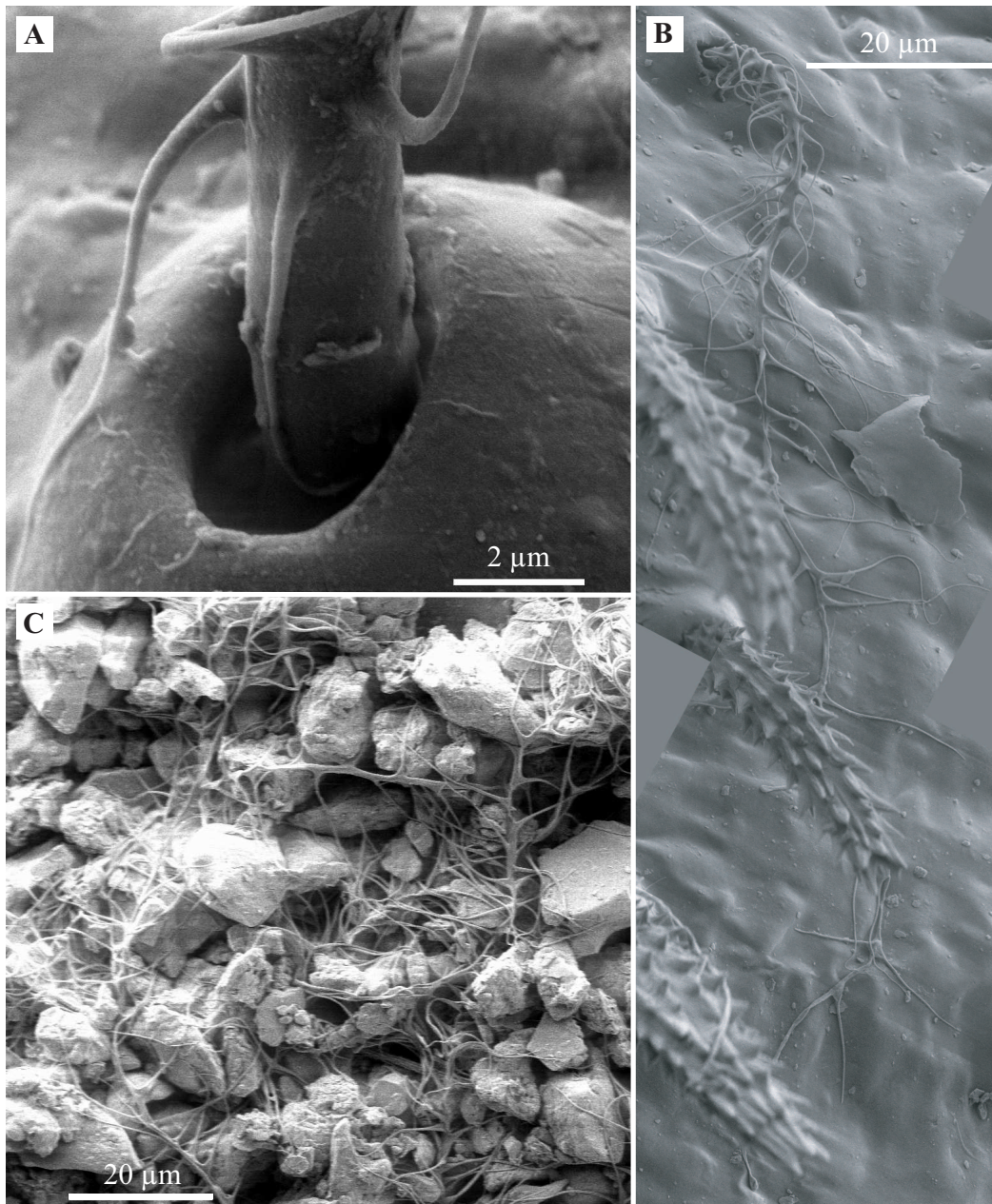


Figure 5.6: Analyse en microscopie électronique des mécanorécepteurs potentiels. (A) Détail de la chaussette. (B) Vue générale d'une soie. (C) Plusieurs soies mêlées aux grains de sable et de poussière.

5.3 Évolution du piège en entonnoir

L'écologie des larves de la famille des Myrmeleontidae ou fourmilions est variée en termes d'habitats et de modes de prédation, la technique du piège en sable sec ne concernant que quelques espèces. Si tous les Myrmeleontidae sont communément nommés fourmilions, je ne désigne — comme précédemment — par « fourmilion » que les espèces construisant des pièges en entonnoir. Certaines espèces à l'instar des Ascalaphidae vivent sur des substrats rocheux, végétaux ou sableux, et attrapent leurs proies en les pourchassant. D'autres sont trouvées dans du sable, de la terre pulvérulente ou de la poussière constituée de détritiques organiques parfois dans des creux d'arbre. Dans ce cas la prédation est de type « sit-and-wait », la larve attendant embusquée juste sous la surface du substrat les mandibules ouvertes. Enfin, il existe des larves profondément enfouies dans le sable, dont les modalités de prédation ne sont pas connues [84, 85].

5.3.1 Analyse cladistique de la famille des Myrmeleontidae

La phylogénie au sein des Myrmeleontidae n'est que très partiellement connue à ce jour. Les seuls travaux disponibles sont ceux de Stange, qui donnent un début de phylogénie au sein des Myrmeleontoid, et au niveau des tribus seulement [114]. L'analyse cladistique que je propose ici sera en partie basée sur ces travaux. Cette analyse a porté sur 30 espèces de fourmilions différentes, pour lesquelles la morphologie de la larve, les modes de prédation et le substrat utilisé ont été décrits dans la littérature. Pour enraciner l'arbre, le groupe externe (*i.e.* « outgroup ») comprend des espèces d'Ascalaphidae (deux espèces) car de précédents travaux cladistiques et moléculaires chez les Névroptères ont montré qu'il s'agissait du groupe frère des Myrmeleontidae [8, 52]. J'ai utilisé 13 caractères morphométriques des imagos employés par Stange et définis précédemment par Markl [89]. Concernant le stade larvaire, 5 caractères définis dans les travaux de Stange ont été utilisés. Pour le

stade larvaire, j'ai ajoutés 15 autres caractères morphométriques trouvés dans la littérature décrivant certaines larves de Myrmeleontidae. Description de l'état des caractères larvaires :

1. Configuration de l'urosternite IX, présence de palettes saillantes portant des macrotriches ou présence de structures triangulaires en forme de lames - (0) absence ; (1) présence d'une paire de palettes ; (2) présence d'une ou deux paire(s) de structures triangulaires.
2. Forme générale du sternite IX - (0) plus large que long ; (1) plus long que large.
3. Soies en forme de lame à un seul tranchant sur le sternite abdominal IX - (0) absence ; (1) présence.
4. Trois dents pointues espacées régulièrement - (0) autre configuration de la dentition ; (1) la dent médiane est plus longue que les deux autres qui sont de même taille ; (2) les dents de tailles décroissantes de la dent distale à la dent proximale ; (3) la dent proximale est plus courte que les deux autres qui sont de même taille ; (4) les trois dents sont de même taille.
5. Trois dents pointues non-espacées régulièrement - (0) autre configuration de la dentition ; (1) la dent médiane est plus longue que les deux autres ; (2) la dent distale est plus courte que les deux autres qui sont de même taille ; (3) les dents distale et médiane sont de même taille.
6. Dentition avec moins de trois dents pointues - (0) autre configuration de la dentition ; (1) oui.
7. Dentition avec plus de trois dents pointues - (0) autre configuration de la dentition ; (1) oui.
8. Dentition avec des dents émoussées - (0) autre configuration de la dentition ; (1) oui.
9. Longueur de l'antenne - (0) Antennes plus longues que la largeur basale des mandibules ; (1) Antennes plus courtes que la largeur basale des mandibules.

10. Longueur des mandibules - (0) Mandibules plus longues que la capsule céphalique ; (1) Mandibules plus courtes que la capsule céphalique.
11. Mode de locomotion - (0) locomotion avant et arrière ; (1) locomotion arrière.
12. Touffe de soies sur la partie médiane du mésoscutum - (0) absence ; (1) présence.
13. Organisation et type de soies sur le bord extérieur de la mandibule - (0) soies peu nombreuses, voir absentes ; (1) soies nombreuses plus courtes que la plus grande des dents de la mandibule ; (2) soies nombreuses plus longues que la plus grande des dents de la mandibule.
14. Scoli sur l'abdomen - (0) absence ; (1) présence.
15. Scoli sur le thorax - (0) absence ; (1) présence.

5.3.2 Le piège : un cul-de-sac évolutif ?

Les valeurs de chaque caractère, l'écologie et les références associées pour chaque espèce sont résumées dans la table 5.3. L'analyse cladistique par maximum de parcimonie et recherche heuristique a été réalisée sous PAUP (version 4.0). L'arbre représenté sur la figure 5.5 a été obtenu par consensus à la majorité des 100 arbres les plus parcimonieux (ci de Rohlf = 0,853). La psammophilie semble être apparue très tôt avec quelques adaptations du sable vers des milieux proches de types poussières ou détritiques. Si les spécialisations écologiques sont souvent considérées comme conduisant à l'extinction, des travaux sur les collembolés ont montré que la psammophilie n'est pas nécessairement un cul-de-sac évolutif [27, 38]. Le piège en entonnoir semble être apparu deux fois chez les Myrmeleontidae. Cependant, passer d'une prédation de type piège à une prédation de type embusquée ou de chasse sous le sable, ne paraît pas extrêmement complexe, on en veut pour preuve *Myrmecaelurus trigrammus* qui pratique l'embuscade pendant les premiers stades larvaires et utilise un piège pour le dernier stade larvaire. La prédation embusquée est beaucoup moins dépendante du substrat (*e.g.* utilisation du sable,

poussière, détritux végétaux). Le piège serait donc une spécialisation qui est labile au cours de l'évolution, et qui n'aurait absolument pas confiné les fourmilions dans un cul-de-sac évolutif.

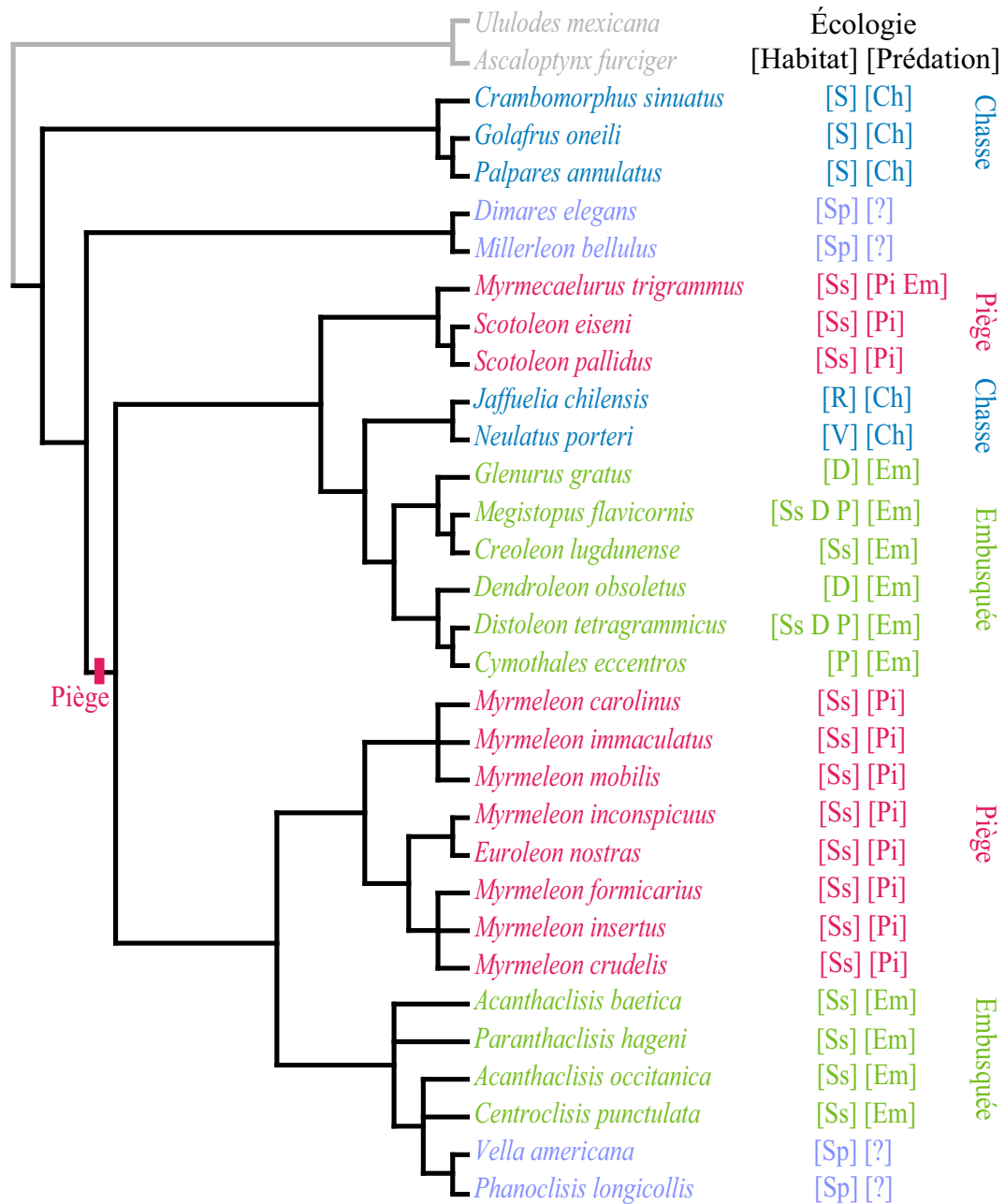


Figure 5.7: Phylogénie des Myrmeleontidae par consensus des 100 arbres les plus parcimonieux.

Listes des abréviations utilisées dans la table : S : sur du sable ; R : sur des roches ; V : sur des végétaux ; Sp : dans du sable en profondeur ; Ss : dans du sable en surface ; P : dans de la poussière en surface ; D : dans des débris végétaux en surface ; Ch : prédation de type chasse ; Em : prédation de type embusquée ; Pi : prédation utilisant un piège en entonnoir.

Espèce	Caractères larvaires																Écologie		Références
																	Habitat	Prédation	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5				
<i>A. baetica</i> Rambur	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	Ss	Em	[121, 115, 84]	
<i>A. occitanica</i> Villers	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	Ss	Em	[121, 115, 84]	
<i>C. punctulata</i> Navas	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	0	0	Ss	Em	[115, 84]	
<i>C. sinuatus</i> Olivier	2	0	1	0	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	S	Ch	[83, 84]	
<i>C. lugdunense</i> Villers	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	Ss	Em	[118, 119, 121]	
<i>C. eccentricos</i> Walker	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	P	Em	[81, 84]	
<i>D. obsoletus</i> Say	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	D	Em	[121, 84, 112]	
<i>D. elegans</i> Perty	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	Sp	?	[113, 116, 84]	
<i>D. tetragrammicus</i> Fabricius	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	Ss D P	Em	[120, 121]	
<i>E. nostras</i> Fourcroy	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Ss	Pi	[36, 121]	
<i>G. gratus</i> Say	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	D	Em	[112, 98, 99]	
<i>G. oneili</i> Peringuey	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	S	Ch	[83, 84, 86]	
<i>J. chilensis</i> Navas	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	R	Ch	[114, 85]	
<i>M. flavicornis</i> Rossi	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	Ss D P	Em	[118, 119, 121]	

Espèce	Caractères larvaires																Écologie		Références
																	Habitat	Prédation	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5				
<i>M. bellulus</i> Banks	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	Sp	?	[113, 116]	
<i>M. trigrammus</i> Pallas	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	Ss	Pi Em	[121]	
<i>M. carolinus</i> Banks	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Ss	Pi	[80, 116, 84]	
<i>M. crudelis</i> Walker	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Ss	Pi	[80, 116, 84]	
<i>M. formicarius</i> Linnaeus	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Ss	Pi	[36, 121, 7]	
<i>M. immaculatus</i> DeGeer	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Ss	Pi	[80, 116]	
<i>M. inconspicuus</i> Rambur	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Ss	Pi	[7, 121]	
<i>M. insertus</i> Hagen	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Ss	Pi	[80, 116, 84]	
<i>M. mobilis</i> Hagen	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Ss	Pi	[80, 116, 84]	
<i>N. porteri</i> Brethes	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	R	Ch	[114, 85]	
<i>P. annulatus</i> Stitz	2	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	S	Ch	[83, 84]	
<i>P. hageni</i> Banks	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	Ss	Em	[112, 115, 84]	
<i>P. longicollis</i> Rambur	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Sp	?	[116]	
<i>S. eiseni</i> Banks	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	Ss	Pi	[116]	

Espèce	Caractères larvaires																Écologie		Références
																	Habitat	Prédation	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5				
<i>S. pallidus</i> Banks	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	Ss	Pi	[116]	
<i>V. americana</i> Banks	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	Sp	?	[112, 115, 116]	
<i>U. mexicana</i> McLachlan	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?	[57]	
<i>A. furciger</i> McLachlan	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	?	?	[57]	

Table 5.3: Synthèse bibliographique des caractères morphométriques et de l'écologie des 30 espèces de fourmilions et des 2 espèces d'Ascalaphes (les deux dernières espèces). Listes des abréviations utilisées dans la table : Hab. : habitat ; Préd. : prédation ; S : sur du sable ; R : sur des roches ; V : sur des végétaux ; Sp : dans du sable en profondeur ; Ss : dans du sable en surface ; P : dans de la poussière en surface ; D : dans des débris végétaux en surface ; Ch : prédation de type chasse ; Em : prédation de type embusquée ; Pi : prédation utilisant un piège en entonnoir ; ? : donnée manquante.

5.4 Conclusions

La larve de fourmilion est spécialiste des milieux sableux, et exploite les propriétés physiques de ceux-ci pour construire un piège d'architecture simple et efficace. Par analogie au fonctionnement des toiles d'araignées décrit en introduction générale, le fonctionnement du piège des fourmilions peut être résumé ainsi :

1. Intercepter la proie par interposition du piège sur le chemin de la proie (interception).
2. Conduire la proie au centre du piège sans provoquer d'avalanche (arrêt).
3. Avoir une pente suffisante pour empêcher la proie de s'échapper (rétention).
4. Propager les informations mécaniques pour détecter et localiser la proie (perception).

La construction du piège et son utilisation ultérieure nécessitent pour l'animal de percevoir la mécanique du sable, ce que le fourmilion semble avoir très bien développé. Le seul autre animal utilisant ce type de prédation est le ver-lion (Diptère, Vermileonidae, *Vermileo*) [129]. Cette larve de type vermiforme creuse son piège de manière différente : elle reste sur place en jetant le sable avec sa tête et en s'enfonçant de plus en plus. Les pièges les plus répandus sont ceux de type toiles ou de type soies collantes trouvés chez des arthropodes (*i.e.* les araignées, les larves de trichoptères et les larves d'arachnocampes) et quelques annélides polychètes. En dehors des arthropodes, les pièges sont réservés à seulement une espèce de vertébrés seulement (*Homo sapiens*). Ceci est très certainement due aux besoins d'innovation, apprentissage et d'aptitudes à la manipulation pour créer des pièges [51]. Chez les arthropodes ces nécessités ont été contournées soit par la sécrétion de matériaux hyper-spécialisés, soit par l'emploi d'un substrat bien spécifique, et des répertoires comportementaux stéréotypés. La rareté du piège en entonnoir dans le règne animal est mystérieuse, car seules deux larves d'insectes — de morphologies complètement différentes — ont donc développés le piégeage avec un entonnoir en

sable. Cette rareté peut être la cause de plusieurs hypothèses :

H1 : Le sable est un substrat dont il est difficile d'évaluer les propriétés.

H2 : Le rendement ou rapport coûts/bénéfices est trop faible.

H3 : Le piège nécessite un microhabitat trop spécifique.

H4 : La spécialisation de ce type de prédation aboutit à un cul-de-sac évolutif.

H5 : L'architecture du piège fournit une information visuelle exploitée par des prédateurs.

H6 : Le spectre de proies, dont la locomotion est inadaptée à une pente sableuse, est trop restreint.

H7 : Le fourmilion domine la niche écologique et utilise toutes les parcelles de sable exploitables.

Certaines de ces hypothèses peuvent être éliminées. La première ne peut être conservée : les travaux présentés ici démontrent que le sable est tout à fait exploitable pour obtenir une construction sub-optimale ou localiser une proie. Le rendement ne semble pas non plus être le problème (H2), car il a été montré que les coûts énergétiques de construction et de maintenance étaient inférieurs à ceux des araignées [76]. Au cours de cette discussion nous avons vu que le fourmilion utilisait les parcelles sableuses sous des conditions climatiques très variées, pour peu que l'on ne soit pas non plus en conditions très extrêmes (*i.e.* des conditions désertiques ou polaires), la spécificité du microhabitat et climatique n'est donc pas non plus une réponse à cette rareté (H3). Nous avons vu aussi que l'apparition du piège dans la phylogénie est labile et n'est pas être un cul-de-sac évolutif (H4). Pour ce qui est de la cinquième hypothèse, les seuls prédateurs connus et observés à ce jour sont deux parasitoïdes qui attaquent le fourmilion dans ou hors de son piège [117, 108]. Les deux dernières hypothèses (H6 et H7) n'ont pas de réponses, et nécessitent des études de terrain d'observations et manipulatives. Le piège en entonnoir paraît donc être le système de piégeage parfaitement exploité par le fourmilion. La rareté de cette construction demeure un mystère.

Le sable est un état à part entière de la matière ayant des propriétés propres aux milieux granulaires, parfois liquides ou parfois solides. Lors de la construction les mécanismes d'écoulement des avalanches rappellent les propriétés d'un liquide, puis le piège reste dans un état métastable — particularité d'un granulaire — mais qui évoque les propriétés de déformation d'un solide. De même, la perception de la proie fait appel à cette dualité du sable. Le fourmilion est entièrement enseveli dans le substrat comme s'il s'agissait d'un liquide, mais la propagation des ondes est propre à un granulaire qui doit être considéré comme un assemblage de particules solides macroscopiques. Le fourmilion exploite donc les fascinantes propriétés physiques du sable qui garantissent l'efficacité de son piège.

Bibliographie

- [1] L. Ábrahám. Temperature tolerance and predatory strategy of pit-building ant-lion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 38:167–179, 2003.
- [2] M. D. Abramoff, P. J. Magelhaes, and S. J. Ram. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11:36–42, 2004.
- [3] B. Aicher and J. Tautz. Vibrational communication in the fiddler crab, *Uca pugilator*. *Journal of Comparative Physiology A*, 166:345–353, 1989.
- [4] H. Akima. Algorithm 761: scattered-data surface fitting that has the accuracy of a cubic polynomial. *ACM Transactions on Mathematical Software*, 22:362–371, 1996.
- [5] J. Alcock. The evolution of tools by feeding animals. *Evolution*, 26:464–473, 1972.
- [6] G. R. Allen and D. B. Croft. Soil particle size and the pit morphology of the Australian antlions *Myrmeleon diminutus* and *Myrmeleon pictifrons* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Australian Journal of Zoology*, 33:863–874, 1985.
- [7] U. Aspöck. *Praktische Bodenbiologie (Gebundene Ausgabe)*, chapter Order: Plannipenia (Insecta), pages 278–424. Urban and Fischer, 1968.

-
- [8] U. Aspöck, J. D. Plant, and L. Hans. Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). *Systematic Entomology*, 26:73–86, 2001.
 - [9] A. Barabási, R. Albert, and P. Schiffer. The physics of sand castles: maximum angle of stability in wet and dry granular media. *Physica A*, 266:366–371, 1999.
 - [10] E. Batschelet. *Circular statistics in biology*. New York: Academic Press, 1981.
 - [11] L. Bonneau, B. Andreotti, and E. Clément. Surface elastic waves in granular media under gravity and their relation to booming avalanches. *Physical Review E*, 75:016602, 2007.
 - [12] J. T. Botz, C. Loudon, J. B. Barger, J. S. Olafssen, and D. W. Steeples. Effects of slope and particle size on ant locomotion: implications for choice of substrate. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 76:426–435, 2003.
 - [13] J. Y. Bouguet and Perona. 3D photography on your desk. In *6th International Conference on Computer Vision*, pages 43–50, 1998.
 - [14] R. Brockbank, J. M. Huntley, and R. C. Ball. Contact force distribution beneath a three-dimensional granular pile. *Journal de Physique II*, 7:1521–1532, 1997.
 - [15] R. L. Brown and J. C. Richards. *Principles of powder mechanics*, chapter Angle of repose, pages 24–39. New York: Permagon Press, 1970.
 - [16] P. H. Brownell. Compressionnal and surface waves in sand: used by desert scorpions to locate prey. *Science*, 197:497–482, 1977.

-
- [17] P. H. Brownell and R. D. Farley. Orientation to vibrations in sand by the nocturnal scorpion *Paruroctonus mesaensis*: Mechanism of target localization. *Journal of Comparative Physiology A*, 131:31–38, 1979.
- [18] P. H. Brownell and van J L Hemmen. Vibration sensitivity and a computational theory for prey-localizing behavior in sand scorpions. *American Zoologist*, 41:1229–1240, 2001.
- [19] R. H. Byrd, P. Lu, J. Nocedal, and C. Zhu. A limited algorithm for bound constrained optimization. *SIAM Journal of Scientific Computing*, 16:1190–1208, 1995.
- [20] I. Castellanos and P. Barbosa. Evaluation of predation risk by a caterpillar using substrate-borne vibrations. *Animal Behaviour*, 72:461–469, 2006.
- [21] R. B. Cocroft and R. Rodriguez. The behavioral ecology of insect vibrational communication. *BioScience*, 55:323–334, 2005.
- [22] C. L. Craig. The ecological and evolutionary interdependence between web architecture and the silk spun by orb weaving spiders. *Biological Journal of the Linnean Society*, 30:135–162, 1987.
- [23] C. L. Craig. Alternative foraging modes of orb web weaving spiders. *Biotropica*, 21:257–264, 1989.
- [24] C. L. Craig. Evolution of arthropod silks. *Annual Review of Entomology*, 42:231–267, 1997.
- [25] C. L. Craig, M. Hsu, D. Kaplan, and N. E. Pierce. A comparison of the composition of silk proteins produced by spiders and insects. *International Journal of Biological Macromolecules*, 24:109–118, 1999.
- [26] D. Devetak. Detection of substrate vibrations in the antlion larva, *Myrmeleon formicarius* (Neuroptera: Myrmeleonidae). *Biološki Vestnik*, 33:11–22, 1985.

-
- [27] C. D’Haese. Is psammophily an evolutionary dead end? a phylogenetic test in genus *Willemia* (Collembola: Hypogastruridae). *Cladistics*, 16:255–273, 2000.
- [28] J. Duran. *Sands, powders and grains: an introduction to the physics of granular materials*. New-York: Springer-Verlag, 2000.
- [29] W. G. Eberhard. Function and phylogeny of spider webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:341–372, 1990.
- [30] W. Eglin. Zur biologie und morphologie der raphidien und myrmeleoniden (Neuroperoidea). *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft*, 50:163–220, 1939.
- [31] D. O. Elias, C. A. Mason, and R. R. Hoy. The effect of substrate on the efficacy of seismic courtship signal transmission in the jumping spider *Habronattus dosseus* (Araneae: Salticidae). *Journal of Experimental Biology*, 207:4105–4110, 2004.
- [32] T. Eltz. Foraging in the antlion *Myrmeleon mobilis* hagen 1988 (Neuroptera: Myrmeleontidae): behavioral flexibility of a sit-and-wait predator. *Journal of Insect Behavior*, 10:1–11, 1997.
- [33] A. G. Farji-Brener. Microhabitat selection by antlion larvae *Myrmeleon crudelis*: effect of soil particle size on pit-trap design and prey capture. *Journal of Insect Behavior*, 16:783–795, 2003.
- [34] A. Fertin and J. Casas. Efficiency of antlion trap construction. *Journal of Experimental Biology*, 209:3510–3515, 2006.
- [35] R. F. Foelix. *Biology of spiders*. Oxford University Press, 1996.
- [36] J. Friheden. Morphological characteristics of North-European Myrmeleontid larvae (neuroptera). *Entomologica Scandinavica*, 4:30–34, 1973.

-
- [37] S. Furunishi and S. Masaki. Seasonal life cycle in two species of antlion (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Japanese Journal of Ecology*, 32:7–13, 1982.
- [38] D. J. Futuyma. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, 1998.
- [39] M. G. Gatti and A. G. Farji-Brener. Low density of antlion larva (*Myrmeleon crudelis*) in ant-acacia clearings: high predation risk or inadequate substrate? *Biotropica*, 34:458–462, 2002.
- [40] J. Geng, G. Reydellet, E. Clément, and R. P. Behringer. Green’s function measurements of force transmission in 2D granular materials. *Physica D*, 182:274–303, 2003.
- [41] C. Gilbert. Form and function of stemmata in larvae of holometabolous insects. *Annual Review of Entomology*, 39:323–349, 1994.
- [42] J. M. Gosline, M. E. DeMont, and M. W. Denny. The structure and properties of spider silk. *Endavour, New Series*, 10:37–43, 1986.
- [43] J. M. Gosline, P. A. Guerette, C. S. Ortlepp, and K. N. Savage. The mechanical design of spider silks: from fibroin sequence to mechanical function. *Journal of Experimental Biology*, 202:3295–3303, 1999.
- [44] N. J. Gotelli. Antlion zones: causes of high-density predator aggregations. *Ecology*, 74:226–237, 1993.
- [45] N. J. Gotelli. Ant community structure: effects of predatory antlions. *Ecology*, 77:630–638, 1996.
- [46] N. J. Gotelli. competition and coexistence of larval antlions. *Ecology*, 78:1761–1773, 1997.
- [47] M. D. Greenfield. *Signalers and Receivers: Mechanisms and Evolution of Arthropod Communication*. Oxford University Press, 2002.

-
- [48] D. Griffiths. The feeding biology of ant-lion larvae: prey capture, handling and utilization. *Journal of Animal Ecology*, 49:99–125, 1980.
- [49] D. Griffiths. Intraspecific competition in larvae of the antlion *Morter* sp. and interspecific interactions with *Macroleon quinquemaculatus*. *Ecological Entomology*, 16:193–201, 1991.
- [50] D. Griffiths. Interference competition in antlion *Macroleon quinquemaculatus* larvae. *Ecological Entomology*, 17:219–226, 1992.
- [51] M. Hansell. *Animal architecture*. Oxford University Press, 2005.
- [52] E. Haring and U. Aspöck. Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach. *Systematic Entomology*, 29:415–430, 2004.
- [53] M. E. Haubert. Variation in pit size of antlion (*Myrmeleon carolinus*). *Physiological Entomology*, 24:37–40, 1999.
- [54] J. Heikkilä. Geometric camera calibration using circular control points. In *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, pages 1066–1077, 2000.
- [55] J. Heikkilä and O. Silvén. A four-step camera calibration procedure with implicit image correction. In *IEEE Computer Society Conference on Computer Vision and Pattern Recognition (CVPR'97)*, pages 1106–1112, 1997.
- [56] B. Heinrich and M. J. E. Heinrich. The pit-trapping foraging strategy of the antlion, *Myrmeleon imaculatus* DeGreer (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15:151–160, 1984.
- [57] C. S. Henry. Some aspects of the external morphology of larva owlflies (Neuroptera: Ascalaphidae), with particular reference to *Ululodes* and *Ascaloptynx*. *Psyche*, 83:1–16, 1976.

-
- [58] M. E. Herberstein and M. A. Heiling. Does mesh height influence prey length in orb-web spiders (Aranea)? *European Journal of Entomology*, 95:367–371, 1998.
- [59] H. J. Herrmann. Grnular matter. *Physica A*, 313:188–210, 2002.
- [60] T. E. Hetherington. Behavioral uses of seismic cues by the sandswimming lizard *Scincus scincus*. *Ethology Ecology and Evolution*, 4:5–14, 1992.
- [61] B. A. Jenkins. The behavioral response of the antlion *Myrmeleon pictifrons* to a sudden change in prey capture rate. *Acta Oecologica*, 15:231–240, 1994.
- [62] B. Jockusch. Bau und funktion eines larvalen insektenauges. untersuchungen am ameisenlöwen (*Euroleon nostras*, Planipennia: Myrmeleontidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 56:171–98, 1967.
- [63] T. A. Keil. Functional morphology of insect mechanoreceptors. *Microscopy Research and Technique*, 39:506–531, 1997.
- [64] R. L. Kitching. some biological and physical determinants of pit size in larvae of *Myrmeleon pictifrons* Gerstaecker (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Journal of Australian Entomological Society*, 23:179–184, 1984.
- [65] B. G. Klein. Pit construction by antlion larvae: influences of soil illumination and soil temperature. *Bulletin of New York Entomological Society*, 90:26–30, 1982.
- [66] T. Kohler and F. Vollrath. Thread biomechanics in the orb-weaving spider *Araneus diadematus* (Araneae, Araneidea) and *Uloborus walkenaerius* (Araneae, Uloboridae). *Journal of Experimental Zoology*, 27:1–17, 1995.
- [67] M. F. Land and D. E. Nilsson. *Animal Eyes*. Oxford: Oxford University Press, 2002.

-
- [68] M. A. Landolfi and F. G. Barth. Vibrations in the orb web of the spider *Nephila clavipes*. cues for discrimination and orientation. *Journal of Comparative Physiology A*, 179:493–508, 1996.
- [69] H. H. Lang. Surface wave discrimination between prey and non prey by the back swimmer *Notonecta glauca* L. (Hemiptera, Heteroptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6:233–246, 1980.
- [70] R. Leemans and W. Cramer. The IIASA database for monthly values of temperature, precipitation and cloudiness on a global terrestrial grid. Research report, International Institute of Applied Systems Analysis, 1991.
- [71] M. C. Linton, P. H. Crowley, J. T. Williams, P. M. Dillon, H. Aral, and K. L. Strohmeier. Pit relocation by antlion larvae: a simple model and laboratory test. *Evolutionary Ecology*, 5:93–104, 1991.
- [72] C. H. Liu and S. R. Nagel. Sound in sand. *Physical Review Letters*, 68:2301–2304, 1992.
- [73] C. H. Liu and S. R. Nagel. Sound in a granular material: Disorder and nonlinearity. *Physical Review B*, 48:15646–15650, 1993.
- [74] S. Lomáscolo and A. G. Farji-Brener. Adaptive short-term changes in pit design by antlion larvae (*Myrmeleon* sp.) in response to different prey conditions. *Ethology Ecology and Evolution*, 13:393–397, 2001.
- [75] J. R. Lucas. The biophysics of pit construction by antlion larvae. *Animal Behaviour*, 30:651–657, 1982.
- [76] J. R. Lucas. Metabolic rates and pit-construction costs of two antlion species. *Journal of Animal Ecology*, 54:295–309, 1985.
- [77] J. R. Lucas. Antlion pit construction and kleptoparasitic prey. *Florida Entomologist*, 69:702–710, 1986.

-
- [78] J. R. Lucas. Differences in habitat use between two pit-building antlion species: causes and consequences. *American Midland Naturalist*, 121:84–98, 1989.
- [79] J. R. Lucas. The structure and function of antlion pits: slope asymetry and predator-prey interactions. *Animal Behaviour*, 38:318–330, 1989.
- [80] J. R. Lucas and L. A. Stange. Key and descriptions to the myrmeleon larvae of florida (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Florida Entomologist*, 64:207–216, 1981.
- [81] M. W. Mansell. The antlions of southern africa (Neuroptera: Myrmeleontidae): genus *Cymothales* gerstaecker, including extralimital species. *Systematic Entomology*, 12:181–219, 1987.
- [82] M. W. Mansell. The pitfall trap of the Australian antlion *Callistoleon illustris* (Gerstaecker) (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Australian Journal of Zoology*, 36:351–356, 1988.
- [83] M. W. Mansell. Key characters in the phylogeny and classification of palparini (insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). In *Current research in Neuropterology. Proceedings of the fourth International Symposium on Neuropterology*, pages 243–254, 1992.
- [84] M. W. Mansell. Predation strategies and evolution in antlions (insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). In *Proceedings of the fifth International Symposium on Neuropterology*, pages 161–169, 1996.
- [85] M. W. Mansell. Evolution and success of antlions (neuropterida: Neuroptera, myrmeleontidae). *Stapfia* 60, zugleich *Kataloge des OÖ Landesmuseums, Neue Folge*, 138:49–58, 1999.

-
- [86] M. W. Mansell and B. F. N. Erasmus. Southern african biomes and the evolution of Palparini (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae. *Acta Zoologica Academiae Hungaricae*, 48:175–184, 2002.
- [87] H. Markl, H. Lang, and K. Wiese. Die genauigkeit der ortung eines wellenzentrums durch den rückenswimmer *Notonecta glauca* L. *Journal of Comparative Physiology A*, 86:359–364, 1973.
- [88] H. Markl and K. Wiese. Die empfindlichkeit des rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. for oberflächenwellen des wassers. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 62:413–420, 1969.
- [89] W. Markl. Vergleichend-morphologische studien zur systematik und klassifikation der Myrmeleoniden (Insecta, Neuroptera). *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft*, 65:178–263, 1954.
- [90] W. Masters and A. J. M. Moffat. A functional explanation of top-bottom asymetry in vertical orbwebs. *Animal Behaviour*, 31:1043–1046, 1983.
- [91] T. Matsura. The structure of the trap and trap-building behavior in *Calistoleon manselli* New (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Australian Journal of Zoology*, 41:77–84, 1993.
- [92] T. Matsura and T. Murao. Comparative study on the behavioral response to starvation in three species of antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Journal of Insect Behavior*, 6:873–885, 1994.
- [93] T. Matsura and H. Takano. Pit-relocation of antlion larvae in relation to their density. *Researches on Population Ecology*, 31:225–234, 1989.
- [94] T. Matsura, Y. Yamaga, and M. Itoh. Substrate selection for pit making and oviposition in an antlion, *Myrmeleon bore* Tjeder, in terms of sand particle size. *Entomological Science*, 8:347–353, 2005.

-
- [95] M. S. McClure. Spatial distribution of pit-making antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae): density effect. *Biotropica*, 8:179–183, 1976.
- [96] T. Melen. *Geometrical modelling and calibration of video cameras for underwater navigation*. PhD thesis, Norges Tekniske Hogskole, Institute for Teknisk Kybernetikk, 1994.
- [97] S. Melin. Wave propagation in granular assemblies. *Physical Review E*, 49:2353–2361, 1994.
- [98] R. B. Miller and L. A. Stange. The ant-lions of Florida. *Glenurus gratus* (Say) (Neuroptera: Myrmeleontidae. *Department of Agriculture and Consumer Services. Division of Plant Industry. Entomology Circular*, 251:1–2, 1983.
- [99] R. B. Miller and L. A. Stange. An antlion, *Glenurus gratus* (Say). *Featured Creatures*, EENY-393, 2006.
- [100] L. W. Morrison. Spatiotemporal variation in antlion (Neuroptera: Myrmeleontidae) density and impacts on ants (Hymenoptera: Formicidae) and generalized arthropod foraging. *Annals of the Entomological Society of America*, 97:913–922, 2004.
- [101] R. K. Murphey. Sensory aspects of the control of orientation to prey by the waterstrider, *Gerris remigis*. *Journal of Comparative Physiology A*, 72:168–185, 1971.
- [102] J. F. Napolitano. Predatory behaviour of pit-making antlion, *Myrmeleon mobilis* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Florida Entomologist*, 81:562–566, 1998.
- [103] P. M. Narins, E. R. Lewis, J. U. M. Jarvis, and J. O. Riain. The use of seismic signals by fossorial southern african mammals: a neuroethological gold mine. *Brain Research Bulletin*, 44:641–646, 1997.

-
- [104] B. D. Opell. Economics of spider orb-webs: the benefits of producing adhesive capture thread and recycling silk. *Functional Ecology*, 12:613–624, 1998.
- [105] R Development Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2006.
- [106] E. Rabaud. Étude biologique de quelques larves de Planipennes. *Bulletin Biologique France et Belgique*, 61:433–499, 1927.
- [107] R. H. Rosenberg. Pit dispersion in antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae): is competition important? *Florida Entomologist*, 70:175–178, 1987.
- [108] M. Scherer and T. Tschardt. Habitatwahl und ausbreitungsverhalten des ameisenlöwen *Euroleon nostras* (Fourcr.) (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 10:313–317, 1995.
- [109] S. Sen, S. Chakravarti, D. P. Visco, M. Nakagawa, D. T. Wu, and J. Agui. Impulse propagation in granular systems. *Modern Challenges in Statistical Mechanics*, 658:357–379, 2003.
- [110] F. Sharf and O. Ovadia. Factors influencing site abandonment and site selection in a sit-and-wait predators: a review of pit-building antlion larvae. *Journal of Insect Behaviour*, 19:197–218, 2006.
- [111] E. Somfai, J. N. Roux, J. H. Snoeijer, M. van Hecke, and W. van Saarloos. Elastic wave propagation in confined granular systems. *Physical Review E*, 72:1539–3755, 2005.
- [112] L. A. Stange. The ant-lions of Florida. II. Genera based on larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Department of Agriculture and Consumer Services. Division of Plant Industry. Entomology Circular*, 221:1–4, 1980.

-
- [113] L. A. Stange. Review of the new world dimarini with the description of a new genus from peru (neuroptera: Myrmeleontidae). *Florida Entomologist*, 72:450–461, 1989.
- [114] L. A. Stange. Reclassification of the new world antlion genera formerly included in the tribe Brachynemurini (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Insecta Mundi*, 8:67–119, 1994.
- [115] L. A. Stange and R. B. Miller. A generic review of the Acanthaclisine antlions based on larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Insecta Mundi*, 1:29–42, 1985.
- [116] L. A. Stange and R. B. Miller. Classification of the Myrmeleontidae based on larvae (Insecta: Neuroptera). In M. W. Mansell and H. Aspöck, editors, *Proceedings of the fifth International Symposium on Neuropterology*, pages 151–169, Pretoria, R.S., 1990.
- [117] J. R. Steffan. Comportement de *Lasiochalcidia igilensis* Ms. chalcididae parasite de fourmilions. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 253:2401–2403, 1961.
- [118] J. R. Steffan. Les larves de *Megistropus flavicornis* (Rossi), *Creoleon lugdunense* (Villers), *Neuroleon ocreatus* (Navas) et *N. nemausiensis* (Borkh). (Plannipennes, Myrmeleontidae). *Vie et Milieu*, 15:693–707, 1965.
- [119] J. R. Steffan. Sur l'écologie et le comportement de la larve de *Megistropus flavicornis* (Rossi) (Plannipennes, Myrmeleontidae). *Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle*, 40:492–496, 1969.
- [120] J. R. Steffan. Contribution à l'étude des *Neuroleon* (Plannipennes, Myrmeleontidae) de la faune de France. *Annales de la Société Entomologique de France*, 7:797–839, 1971.

-
- [121] J. R. Steffan. Les larves de fourmilions (Planipennes : Myrmeleontidae) de la faune de France. *Annales de la Société Entomologique de France*, 11:383–410, 1975.
- [122] W. Stürzl, R. Kempter, and J. L. van Hemmen. Theory of arachnid prey localization. *Physical Review Letters*, 84:5668–5671, 2000.
- [123] R. B. Suter. *Cyclosa turbinata* (Araneae: Araneidae): prey discrimination via web-borne vibrations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3:283–296, 1978.
- [124] R. Tuculescu, H. Topoff, and S. Wolfe. Mechanism of pit construction by antlion larvae. *Annals of the Entomological Society of America*, 68:179–720, 1975.
- [125] L. Vanel, D. Howell, D. Clark, P. H. Behringer, and E. Clément. Memories in sand: experimental tests of construction history on stress distribution under sandpiles. *Physical Review E*, 60:5040–5043, 1999.
- [126] S. Venner and J. Casas. Spider webs designed for rare but life-saving catches. *Proceedings of the Royal Society of London*, 272:1587–1592, 2005.
- [127] F. Vollrath and D. P. Knight. Liquid crystalline spinning of spider silk. *Nature*, 110:541–548, 2001.
- [128] E. Werner and J. Gilliam. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15:393–425, 1984.
- [129] W. M. Wheeler. *Demons of the dust*. W.W. Norton, 1930.
- [130] B. A. Young and M. Morain. The use of ground-borne vibrations for prey localization in the saharan sand vipers (*Cerastes*). *Journal of Experimental Biology*, 205:661–665, 2002.

- [131] G. J. Youthed and V. C. Moran. Pit construction by myrmeleontid larvae.
Journal of Insect Physiology, 15:867–875, 1969.

A Implémentation de la reconstruction tridimensionnelle

Cette annexe présente les deux fonctions principales développées sous l'environnement R, pour reconstruire un ensemble de points dans l'espace. La première permet de calculer un point ou un ensemble de points dans l'espace, à partir des coordonnées normalisés du point du bord du plan et du point projeté sur la surface.

```
Computation3D <- function(Xs,Ys,Xp){  
  # PARAMETRES DE L'APPAREIL  
  # Source lumineuse  
  angle_light <- 9.566937e-01  
  # Equation du plan de projection  
  a <- 1.833598e-02  
  b <- 7.579155e-03  
  c <- 4.849999e+02 #469.9999 #spécial 67  
  # CALCUL 3D DU/DES POINT(S)  
  Yp <- Ys  
  zp <- c/(1-a*Xp-b*Yp)  
  z <- zp*(1+Xp*tan(angle_light))/(1+Xs*tan(angle_light))  
  x <- Xs*z  
  y <- Ys*z  
  result<-new.env()  
  result$x <- x  
  result$y <- y  
  result$z <- z
```

```
    return(as.list(result))
}
```

La deuxième fonction effectue la projection sur le plan image normalisé de points dont on a les coordonnées pixels X_{px} et Y_{px} . Tout les paramètres de distorsion ne sont pas utiliser ici, seuls ceux qui avait des valeurs significatives ont été gardés. Les paramètres utilisés ici correspondent à une optique de bonne qualité.

```
Normalize <- function(Xpx,Ypx){
  # PARAMETRES INTRINSEQUE DE LA CAMERA
  # Point principal de l'image
  Xo <- 345.50000
  Yo <- 283.50000
  # Distance focale en pixels
  fx <- 3763.92850
  fy <- 4094.14594
  # Distortions
  k1 <- -0.05119
  p1 <- 0.00269
  p2 <- -0.00089
  # PROJECTION SUR LE PLAN NORMALISE
  Yd <- (Ypx-Yo)/fy
  Xd <- (Xpx-Xo)/fx
  # RECTIFICATION DE LA DISTORSION
  X <- Xd
  Y <- Yd
  for(i in 1:20){
    r_2 = X^2+Y^2
    k_radial = 1+1*k1*r_2
    deltaX = 2*p1*X*Y+p2*(r_2+2*X^2)
    deltaY = p1*(r_2+2*Y^2)+2*p2*X*Y
    X <- (Xd-deltaX)/k_radial
    Y <- (Yd-deltaY)/k_radial
  }
  result<-new.env()
```

```
result$X <- X
result$Y <- Y
return(as.list(result))
}
```

B Implémentation de l'algorithme de détection de zones entrelacées

L'algorithme utilisé dans la partie 4 est présenté ici sous forme de langage macro fonctionnant sous ImageJ. Les étapes de calcul sont indiquées en tant que commentaires dans le code source, qui est composé de deux fonction et d'une macro. Ce code est applicable pour des images de 780×480 pixels, codées en RGB sur 256 valeurs.

```
var dir = "";
function interlace(ID1,ID2){
  // équation 4.2
  tmp = newArray(720*480);
  selectImage(ID1);
  for(y=1; y<480; y++){
    for(x=1; x<720; x++){
      tmp[x + y * 720] = (getPixel(x,y))-(getPixel(x,y-1)+getPixel(x,y+1))/2;
    }
  }
  selectImage(ID2);
  for(y=1; y<480; y++){
    for(x=1; x<720; x++){
      setPixel(x,y,tmp[x + y * 720] );
    }
  }
}
```

```
function detection()
{
    // équations 4.4, 4.5 et 4.6
    tmp = newArray(720*480);
    for(y=2; y<479; y++){
        for(x=2; x<719; x++){
            A = 0 ;
            B = 255 ;
            M1 = abs(getPixel(x-1,y-1)-B) + abs(getPixel(x,y-1)-B) +
                abs(getPixel(x+1,y-1)-B) + abs(getPixel(x-1,y)-A) +
                abs(getPixel(x,y)-A) + abs(getPixel(x+1,y)-A) +
                abs(getPixel(x-1,y+1)-B) + abs(getPixel(x,y+1)-B) +
                abs(getPixel(x+1,y+1)-B);
            M2 = abs(getPixel(x-1,y-1)-B) + abs(getPixel(x,y-1)-B) +
                abs(getPixel(x+1,y-1)-B) + abs(getPixel(x-1,y)-A) +
                abs(getPixel(x,y)-A) + abs(getPixel(x+1,y)-A) +
                abs(getPixel(x-1,y+1)-B) + abs(getPixel(x,y+1)-B) +
                abs(getPixel(x+1,y+1)-B);
            tmp[x + y * 720]= (minOf(M1,M2)/25);
        }
    }
    for(y=2; y<479; y++){
        for(x=2; x<719; x++){
            setPixel(x,y,tmp[x + y * 720] );
        }
    }
}
```



```
macro "[f1]"
{
  run("RGB Stack");
  run("Convert Stack to Images");
  selectWindow("Blue");
  close();
  selectWindow("Red");
  IDr = getImageID();
  newImage("Red_p", "8-bit White", 720, 480, 1);
  IDr_p = getImageID();
  interlace(IDr, IDr_p);
  setThreshold(1, 255);
  // équation 4.3
  run("Threshold", "thresholded remaining black");
  selectWindow("Red");
  close();
  selectWindow("Green");
  IDv = getImageID();
  newImage("Green_p", "8-bit White", 720, 480, 1);
  IDv_p = getImageID();
  interlace(IDv, IDv_p);
  setThreshold(1, 255);
  // équation 4.3
  run("Threshold", "thresholded remaining black");
  selectWindow("Green");
  close();
  imageCalculator("AND create", "Red_p", "Green_p");
  selectWindow("Red_p");
  close();
  selectWindow("Green_p");
  close();
  detection()
  run("Despeckle");
}
```

C Localisations géographiques des sites étudiés dans la partie 5.1

Coordonnées angulaires des sites sur lesquels des pièges ont été observés. Obs. pers. : observations personnelles.

Espèce	Latitude	Longitude	Réf.
<i>Callistoleon manselli</i> New	25°80'S	148°7'E	[82, 91]
<i>Euroleon nostra</i> Fourcroy	47°23'N	0°41'E	[Obs. pers.]
<i>Hagenomyia micans</i> MacLachlan	40°36'N	140°28'E	[92]
<i>Macroleon lynceus</i> Fabricius	8°29'N	13°14'O	[48]
<i>Macroleon quinquemaculatus</i> Hagen	6°49'S	39°16'E	[49, 50]
<i>Morter obscurus</i> Rambur	8°29'N	13°14'O	[48]
<i>Myrmecaelurus trigrammus</i> Pallas	47°30'N	19°04'E	[121]
<i>Myrmaecaelurus trigrammus</i> Pallas	45°19'N	19°50'E	[121]
<i>Myrmaecaelurus trigrammus</i> Pallas	48°40'N	19°41'E	[121]
<i>Myrmeleon carolinus</i> Banks	27°17'N	81°21'O	[53, 107]
<i>Myrmeleon carolinus</i> Banks	24°34'N	81°44'O	[78]
<i>Myrmeleon crudelis</i> Walker	10°20'N	85°21'O	[33]
<i>Myrmeleon crudelis</i> Walker	30°17'N	97°46'O	[100]
<i>Myrmeleon crudelis</i> Walker	24°34'N	81°44'O	[78]
<i>Myrmeleon crudelis</i> Walker	35°10'N	98°22'O	[44, 45, 107]

Espèce	Latitude	Longitude	Réf.
<i>Myrmeleon diminutus</i> Esben-Petersen	25°27'S	133°13'E	[6]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	48°24'N	2°42'E	[121]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	49°03'N	2°02'E	[37]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	41°15'N	140°2'E	[92]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	47°17'N	0°07'E	[Obs. pers.]
<i>Myrmeleon formicarius</i> Linnaeus	47°17'N	0°07'E	[Obs. pers.]
<i>Myrmeleon immaculatus</i> DeGeer	35°49'N	78°38'O	[56]
<i>Myrmeleon immaculatus</i> DeGeer	35°10'N	98°22'O	[44, 45]
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur	43°13'N	5°25'E	[121]
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur	44°56'N	4°53'E	[121]
<i>Myrmeleon inconspicuus</i> Rambur	43°11'N	6°15'E	[121]
<i>Myrmeleon mobilis</i> Hagen	35°49'N	78°38'O	[32]
<i>Myrmeleon pictifrons</i> Gerstaecker	35°13'S	148°12'E	[6]
<i>Myrmeleon pictifrons</i> Gerstaecker	27°29'S	153°25'E	[61]

L'utilisation d'outils en tant qu'aide à la nutrition a évolué indépendamment dans plusieurs groupes taxonomiques. Parmi ces outils, certaines constructions animales sont destinées à piéger les proies (*e.g.* les toiles d'araignées). Le fonctionnement physique de ces pièges reste largement inconnu à ce jour. Les pièges de type « toile » sont particulièrement difficiles à analyser car leurs architectures et leurs propriétés mécaniques sont complexes. Le fourmilion utilise du sable sec pour creuser un piège afin de capturer des fourmis. La proie est amenée jusqu'au prédateur sans effort de sa part dans les conditions optimales. Ce piège offre une architecture simple en forme de cratère, modèle idéal pour la compréhension physique du fonctionnement d'un piège. Une architecture optimale théorique est définie comme un cratère parfaitement conique, mais avec une pente inférieure à ce qu'autorise la physique du sable, afin d'éviter des avalanches inutiles. Un système de balayage et de modélisation tridimensionnelle a permis une reconstitution fine de l'architecture des pièges. Grâce à cet appareillage, il a été montré que le piège construit par le fourmilion était proche de l'optimalité, mais qu'une dégradation architecturale suscitait un comportement d'attaque et un coût de prédation : des jets de sable, pour déstabiliser les fourmis s'échappant du piège, et des morsures. Un stimulus artificiel modélisant les pas d'une fourmi sur le sable a abouti à l'élaboration d'un biotest. Il a prouvé que le fourmilion utilise l'information mécanique propagée dans le sable pour orienter morsures et jets de sable. L'exploitation des particularités physiques du milieu granulaire « sable » garantit ainsi l'efficacité de la prédation. Ces résultats sont discutés dans une perspective d'écologie évolutive.

Mots clefs : écologie physique ; construction animale ; prédation « sit-and-wait » ; piège ; matériau granulaire ; sable ; psammophilie ; fourmilion ; balayage tridimensionnel ; optimalité ; coût de prédation ; angle de cratère au repos ; propagation d'onde ; orientation ; mécanoréception ; *Euroleon nostras*.

PHYSICAL ECOLOGY OF THE ANTLION TRAP

The use of tools as an aid for feeding evolved independently in several taxonomic groups. Among these tools, some animal constructions are intended to trap the preys (*e.g.* spider webs). The physical working of these traps remains poorly known. Web traps are especially hard to study because their architecture and mechanical properties are intricate. An antlion uses dry sand to dig a trap to catch ants. In optimal conditions, the prey is naturally conveyed to the predator. This crater shaped trap presents a simple architecture, and is therefore ideal for understanding how traps physically work. An optimal theoretical architecture is defined as a perfectly conical crater, with a slope lower than the slope defined by the physics of sand aimed at avoiding useless avalanches. A system of three-dimensional scanning and modelling gave a fine capture of traps architecture. With this equipment, it was demonstrated that antlion traps are close to optimality. An altered trap architecture leads to an attack behaviour and a cost of predation: sand tossing to destabilize ants escaping from the trap, and bites. A biotest was created from an artificial stimulus modelling the ant footsteps on sand. This biotest has proved that antlions orientate bites and sand tossing using mechanical information propagated in sand. Thus, utilization of physical characteristics of the granular matter “sand” ensures predation efficiency. These results are discussed in an evolutionary ecology point of view.

Keywords: physical ecology; animal construction; sit-and-wait predation; trap; granular matter; sand; psammophily; antlion; three-dimensional scanning; optimality; cost of predation; crater angle of repose; wave propagation; orientation; mechanoreception; *Euroleon nostras*.